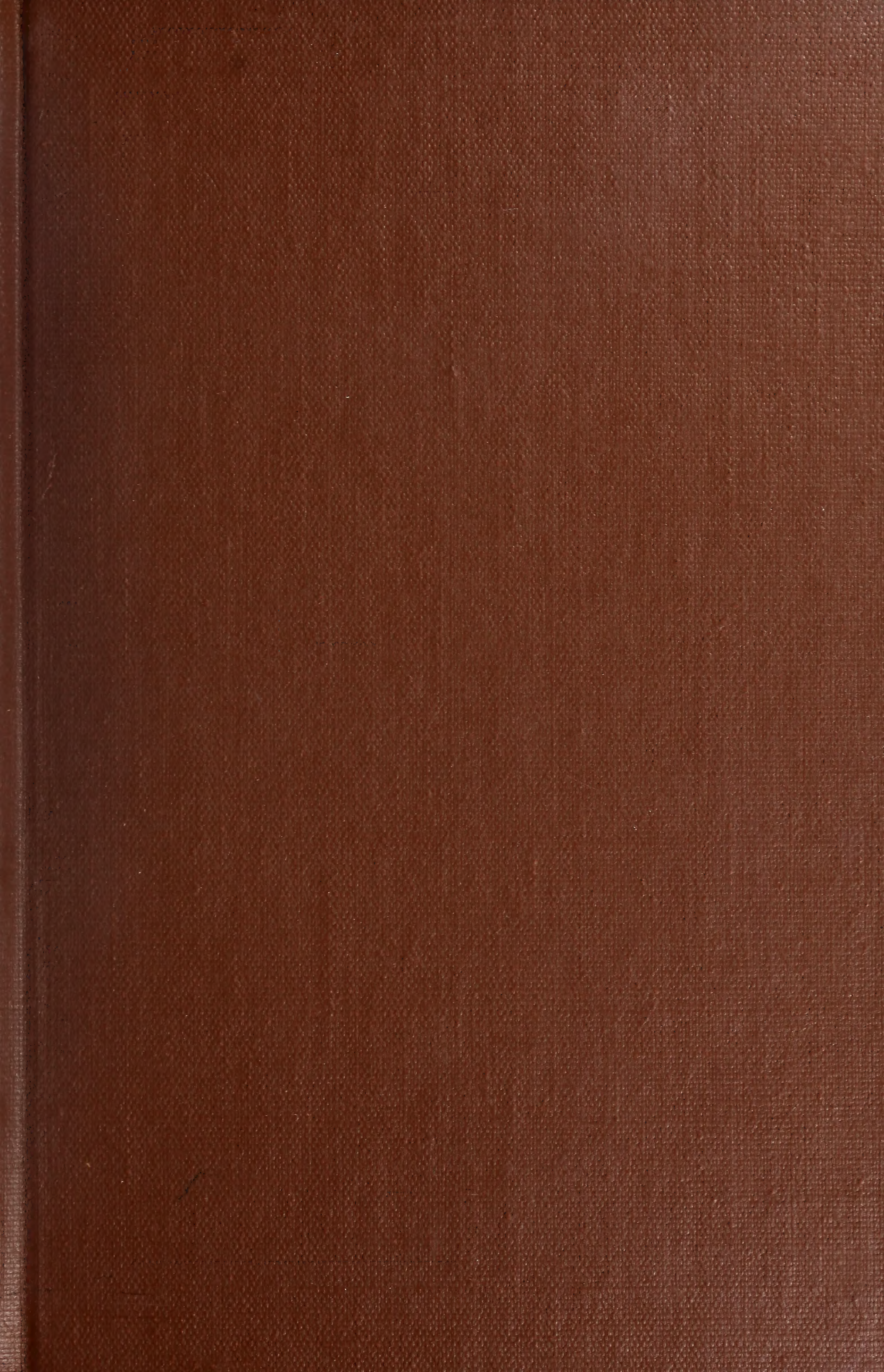
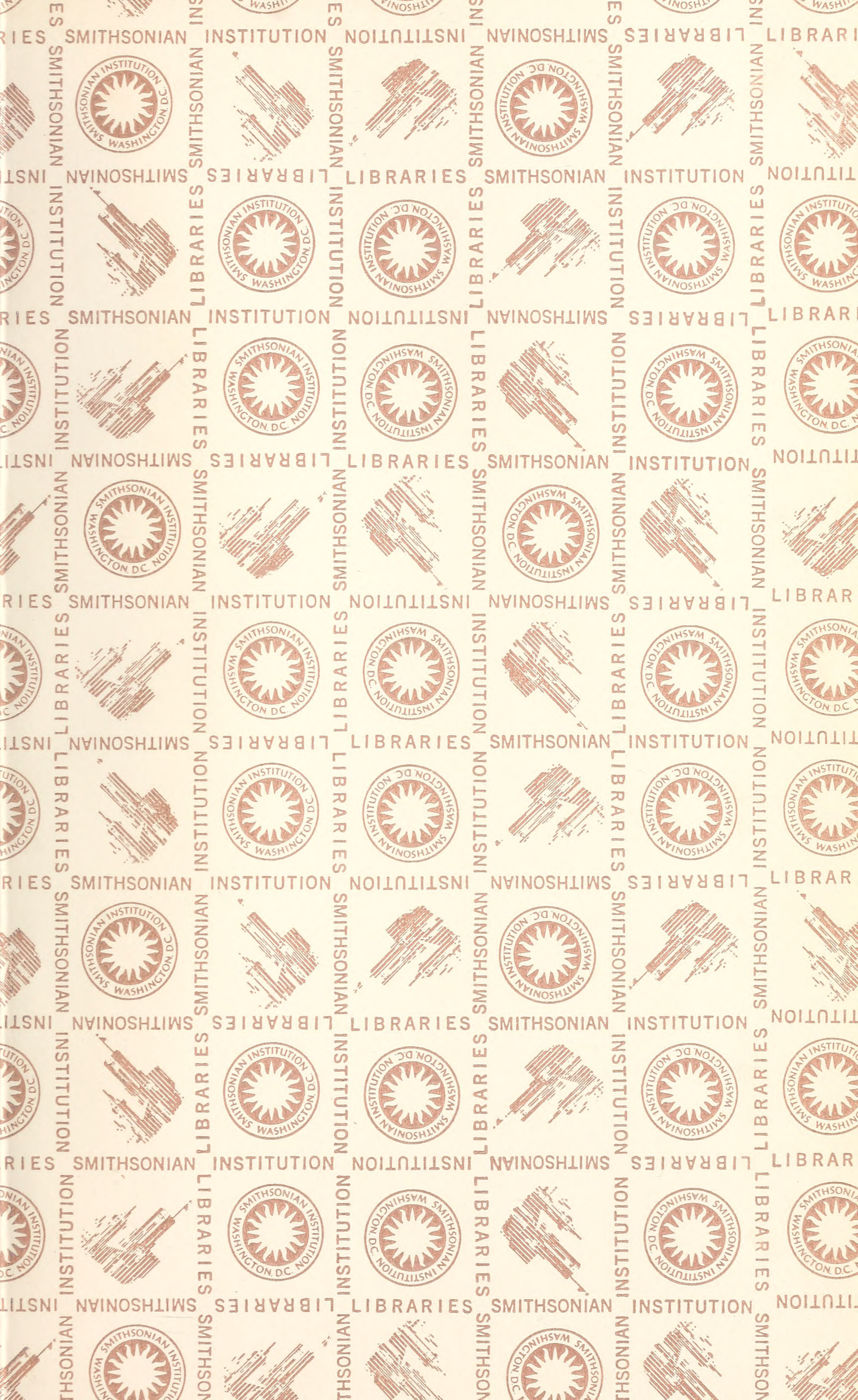
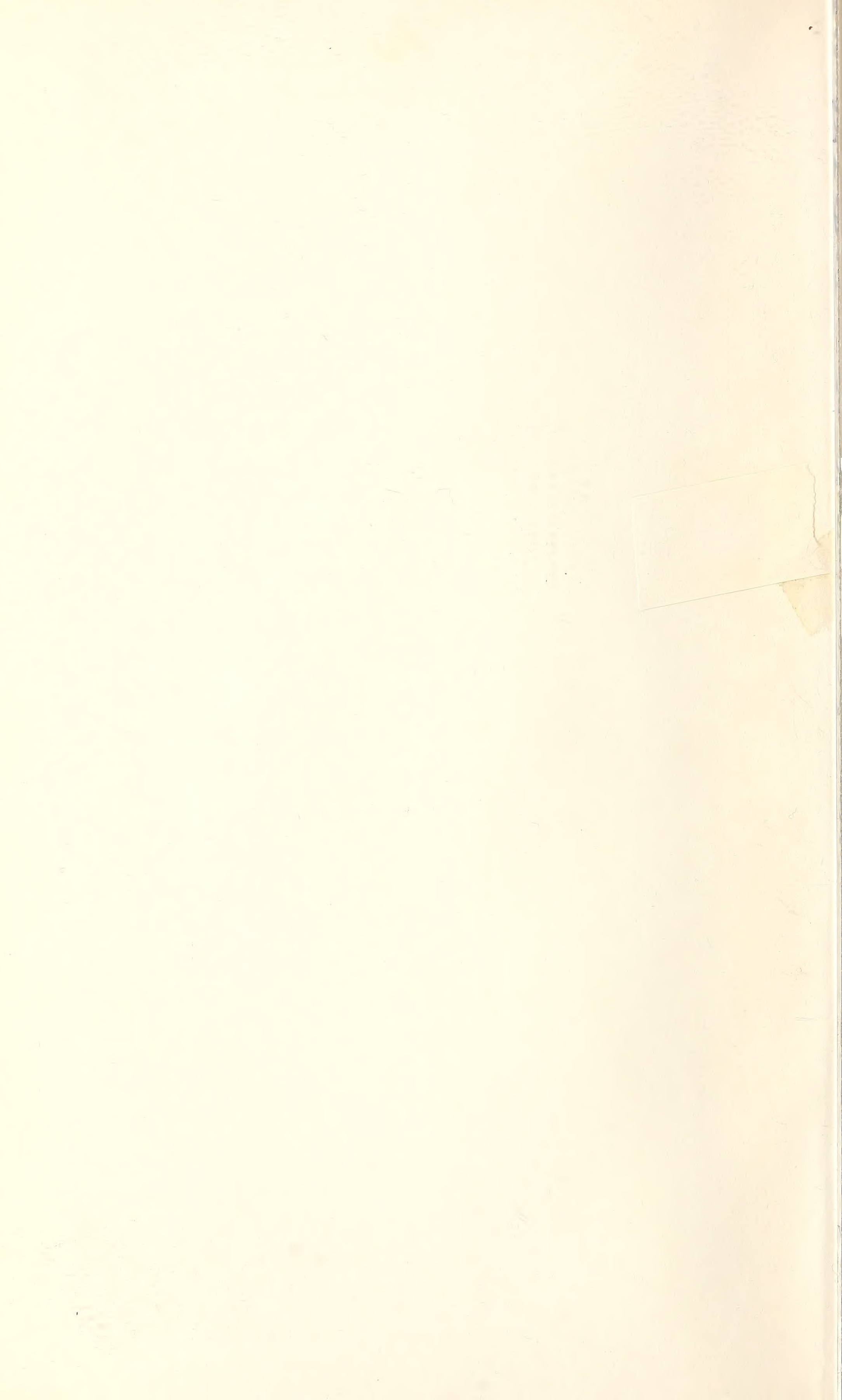












ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

40. BAND · 1975

Mit 155 Abbildungen



VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

INHALT

I. Wissenschaftliche Originalarbeiten

II. Bekanntmachungen

III. Schriftenschau

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts and by Current Contents (Series Agriculture, Biology and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

 Anschriften: 2 Hamburg 1, Spitalerstraße 12; 1 Berlin 61, Lindenstraße 44—47. Printed in Germany by C. Beckers Buchdruckerei, Uelzen.

ISSN 0044-3468/ASTM-Coden ZSAEA 7 40 (1—6) 1—384 (1975)

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

40. BAND · HEFT 1

Februar 1975



VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Inhalt

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts and by Current Contents (Series Agriculture, Biology and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

Herausgeberschaft und Schriftleitung: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Herrn Prof. Dr. Manfred Röhrs, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule, 3000 Hannover, Bischofsholer Damm 15. Korrekturfahnen bitten wir z. Hd. Herrn Prof. Dr. Harald Schliemann, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität, 2000 Hamburg 13, Papendamm 3, zurückzusenden.

Manuskripte: Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen, sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse von wenigen Zeilen in deutscher und englischer Sprache sowie eine englische Übersetzung des Titels beizufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerokopie, Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe der von der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH abgeschlossenen Gesamtverträge zu behandeln.

Sonderdrucke: Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 148,— DM zuzügl. amtl. Postgebühren. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 27,20 DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden.

Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Z. Säugetierkunde 40 (1975), H. 1, S. 1—64
ISSN 0044—3468 / ASTM-Coden: ZSAEA 7 40 (1) 1—64 (1975)

Chromosomal evolution in Holarctic ground squirrels *(Spermophilus)*

1. Giemsa-band homologies in *Spermophilus columbianus* and *S. undulatus*

By C. F. Nadler, E. A. Lyapunova, R. S. Hoffmann, N. N. Vorontsov and N. A. Malygina

Receipt of Ms. 21. 5. 1974

Howell (1938) was the first to note morphological similarities between *S. parryii ablusus* and *S. p. lyratus* of Alaska and *S. buxtoni (= parryii)* of Siberia and to suggest that the two might prove to be conspecific. Later, Heptner (1941) formally suggested that long-tailed ground squirrels of Siberia and northwest North America constituted a single polytypic species with a Holarctic distribution. He included within this Holarctic species Siberian and North American forms of *S. parryii*, as well as *S. undulatus* from western and central Siberia, under the latter name which had priority. That species concept was accepted (Rausch 1953; Hall and Kelson 1959) until Gromov et al. (1963) distinguished between Siberian *S. undulatus* and *S. parryii* on morphological grounds, considering them to be closely related species within the subgenus *Urocitellus*. Gromov (1965) also included *S. columbianus* from North America in this subgenus. Thus, *Urocitellus* corresponds in part to Howell's (1938) "*Citellus parryii* group".

Analysis of mitotic chromosomes by conventional methods demonstrated 2n=32 in North American *S. columbianus* and 2n=34 in North American *S. "undulatus"* *(= parryii)* (Nadler 1966). Later, Siberian *S. undulatus* and *S. parryii* were shown to posses diploid counts of 32 and 34 respectively and karyotypes that were similar to their North American counterparts (Vorontsov and Lyapunova 1969; Lyapunova 1969). These results supported Gromov's (1963, 1965) contention that Siberian *S. undulatus* and *S. parryii* were distinct species. Finally, Vorontsov and Lyapunova (1969, 1970) suggested that *S. undulatus* and *S. columbianus* probably arose from a common ancestral Holarctic ground squirrel, since the gross morphology of the chromosomes of the species was similar.

Spermophilus parryii, an inhabitant of arctic tundra on both sides of the Bering Strait, would have been able to inhabit the Beringian refugium during the last glacial period (Wurm — Wisconsin). With the waning of that glacial period the land bridge was flooded by rising sea level 12,000 — 13,000 years ago (Hopkins 1967), and gene exchange between Siberian and Alaskan populations of *S. parryii* must have ceased. In contrast, the intercontinental migration of the ground squirrels ancestral to *S. undulatus* and *S. columbianus* must have occurred much earlier in the Pleistocene. Neither of these species is adapted to arctic tundra and hence could not have utilized the tundra-covered Bering land bridge during the Wurm — Wisconsin or the Riss — Illinoian period preceeding it (Colinvaux 1967). It therefore seems probable that there has been no gene exchange between these populations for at least 100,000 years and perhaps much longer.

Of these three species, *Spermophilus undulatus* occupies the largest geographic range and includes several geographically isolated populations. Two of these are

Z. Säugetierkunde 40 (1975) 1—7

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

particularly noteworthy; *S. undulatus jacutensis* occupies a relict steppe area along the left (west) bank of the Lena River in the vicinity of Yakutsk, and *S. u. menzbieri* lives along the Amur River in the vicinity of Blagoveschensk. These two races are widely separated from populations of typical *S. u. undulatus* in the trans-Baikal area and are considerably larger than typical *undulatus*, approaching *S. parryii* in size. This was originally interpreted as representing clinal variation in size from southwest to northeast (HEPTNER 1941; OGNEV 1947) and was in part responsible for the inclusion of *S. undulatus* and *S. parryii* within one species. The discovery of 2n=32 in *S. u. jacutensis* (LYAPUNOVA 1969) provided strong evidence for placement of the isolate within *S. undulatus*, but the chromosomes of *S. u. menzbieri* remained unstudied.

Conventional methods of chromosome comparison (HOFFMANN et al. 1974) have been hampered by their inability to demonstrate intrachromosomal structure. Recently, however, techniques have been developed that result in differential staining of chromosomes, and homologous chromosome pairs may now be identified by the correspondence of their Q (CASPERSSON et al. 1970), C (ARRIGHI and HSU 1971), or G (SEABRIGHT 1972) banding patterns, according to the method selected. These techniques are adaptable to chromosomal analysis of Holarctic species.

The present study describes the chromosomes of the isolated *S. u. menzbieri* and *S. u. jacutensis* populations from Asia, and compares the G-bands of these populations with those of North American *S. columbianus.*

Materials and Methods

The following 11 specimens were studied: 1. *Spermophilus columbianus columbianus* (Ord); Montana, Madison County, 4.4 km N. of Harrison, 3 females and 1 male; Missoula County, 9 km N. of Missoula, 2 females and 1 male; Canada, Alberta, Highwood Pass, 10 mi S. Kananasnis Lakes, 1 male. 2. *Spermophilus undalatus jacutensis* (Brandt); USSR, west bank of Lena River, 95 km N. of Yakutsk, 1 female and 1 male; 3. *Spermophilus undulatus menzbieri* (Ognev); USSR, Amurskoi Oblast, left bank of Amur River, Zazeiskii Region, 1 female.

Chromosome and giemsa-band (G-band) preparations were made from bone marrow cell suspensions following intraperitoneal injection of Velban *(S. columbianus)* or colchicine *(S. undulatus)* according to SEABRIGHT (1972). The cells of *S. columbianus* were exposed to 1% sodium citrate for 15 minutes at room temperature instead of the 0.075 M KCl for 5 minutes at 37° C described by SEABRIGHT (1972). Consistent banding patterns were obtained from cell to cell in each species although chromosomes from certain cells exhibited more readily discernable bands than others; no variation in banding patterns between individuals in the same population were found. The diagramatic representation of the G-bands was derived from 18 metaphase plates in *S. columbianus* and 8 in *S. undulatus;* darkly staining bands are figured as double width whereas lighter bands are drawn in single width.

Results

Spermophilus columbianus from Montana (Fig. 1), *S. undulatus jacutensis* and *S. undulatus menzbieri* (Fig. 2) all possessed a 2n = 32 and karyotypes indistinguishable from other North American *Spermophilus columbianus* from Idaho (NADLER 1966) and *S. undulatus undulatus, S. undulatus stramineus,* and *S. undulatus eversmani* which were analyzed from populations in central Siberia (VORONTSOV and LYAPUNOVA 1969).

The chromosome pairs comprising the karyotypes of these species are readily identifiable on the basis of size and centromere position: pairs 1—4 are large metacentrics or submetacentrics; pairs 5—6 are large submetacentrics; pairs 7—8 are me-

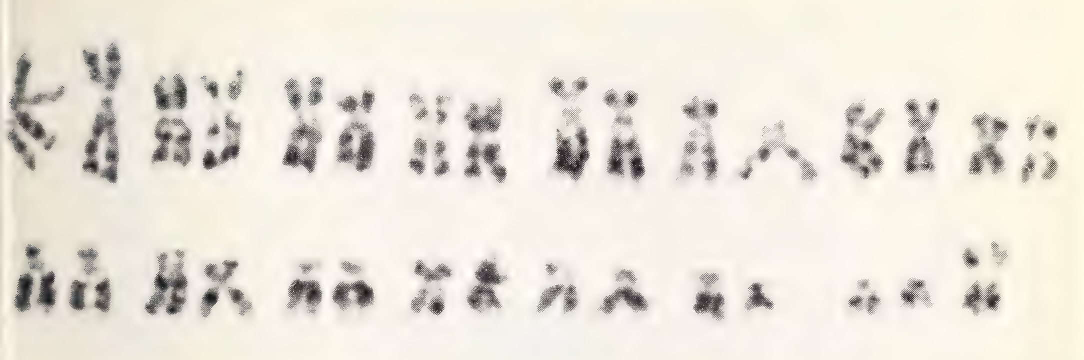


Fig. 1. Karyotype of a male *Spermophilus c. columbianus* from 9 km N. of Missoula, Missoula Co., Montana, stained to show Giemsa bands

dium-sized metacentrics of nearly equal size; pairs 9—12 are medium-sized submeta- to subtelocentrics; pairs 13—14 are small submetacentric autosomes; pair 15 constitutes the smallest pair and is submetacentric; the X chromosome is a medium-sized submetacentric about the same size as pairs 7 and 8, whereas the Y is a minute metacentric. G-band patterns (Fig. 3) greatly facilitated the identification of the chromosome pairs, and in conjunction with chromosome size and morphology assured accurate placement of homologous chromosomes within pairs. The two populations of *S. undulatus* and *S. columbianus* had indistinguishable G-band patterns (Figs. 1, 2).

Discussion

The occurrence of identical diploid numbers and karyotypes, as reflected in common G-band patterns, in *S. columbianus* and *S. undulatus,* is a noteworthy case of karyotype stability during evolution. The ancestral ground squirrel population which give

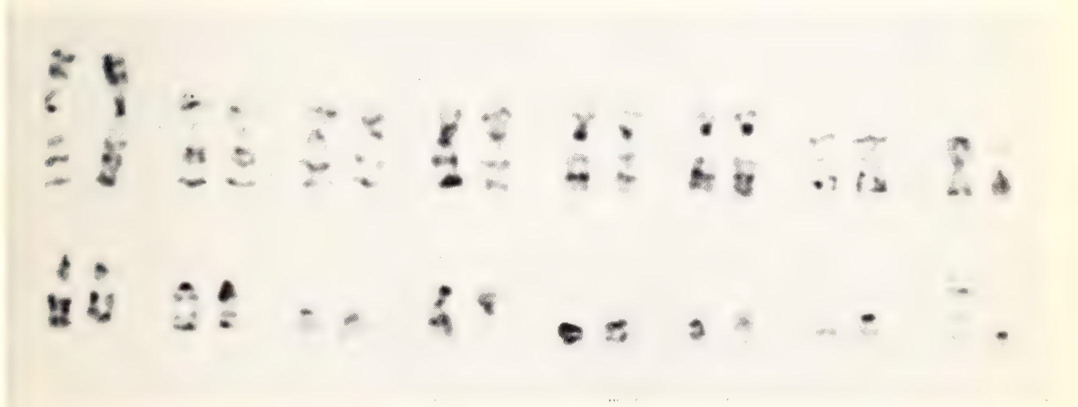


Fig. 2. Karyotype of a male *Spermophilus undulatus jacutensis* from 95 km N. of Yakutsk, USSR, stained to show Giemsa bands



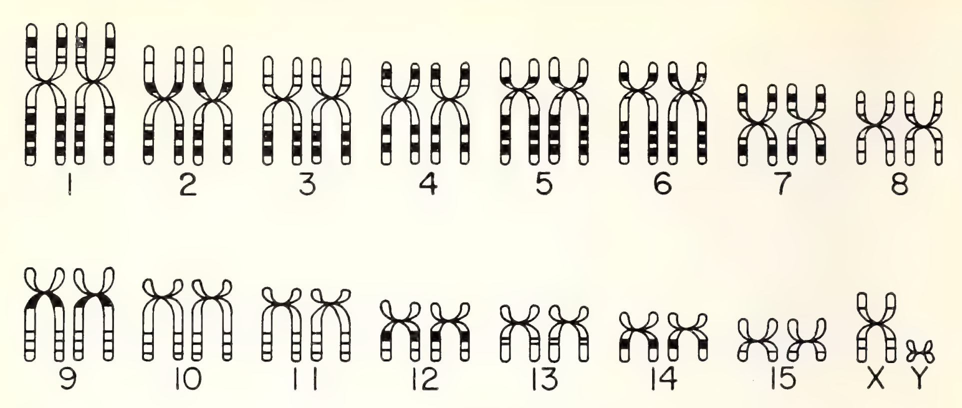


Fig. 3. Idiogram of G-band patterns in chromosomes of *S. columbianus* bases on 18 metaphase cells; patterns in *S. undulatus jacutensis* and *S. u. menzbieri* are indistinguishable

rise to *S. undulatus* and *S. columbianus* once occupied Beringia. This cannot have been during the Wurm-Wisconsin glacial period (70,000—13,000 years B. P.), when the tundra-adapted *S. parryii* lived in Beringia (Repenning et al. 1964, 1967). Prior to the Wurm-Wiscosin, transberingian dispersal was possible during the Riss-Illinoian glacial period (175,000—100,000 years B. P. Hopkins 1967), but the climate of Beringia at that time was also harsh (Colinvaux 1964, 1967). In any event, the populations which gave rise to *columbianus* and *undulatus* must have been separated no more recently than the end of the Riss-Illinoian, 100,000 years ago, and possibly at the end of the Mindel-Kansas glacial period, much earlier. The finding of a fossil long-tailed ground squirrel *(S. undulatus aldanensis),* described by Gromov (1965), from the east bank of the Lena River, and dated as late middle Pleistocene (equivalent to Mindel-Kansas) confirms the presence of *S. undulatus* in eastern Siberia, adjacent to Beringia, more than 100,000 years ago.

Limited data concerning karyotype stability are available from other taxa of rodents. Several Holarctic species with Beringian distributions at the present day have identical diploid numbers and karyotypes (based on gross morphology). These include the arctic ground squirrel; *Spermophilus parryii,* 2n = 34 (Nadler 1966; Lyapunova 1969; Hoffmann et al. 1974); and the tundra vole, *Microtus oeconomus,* 2n = 30 (Rausch and Rausch 1968; Hsu and Benirschke 1970). The separation of these species into Siberian and North American isolates by the formation of Bering Strait occurred only about 12,000 years ago (Hopkins 1967). Populations of the mole rat, *Spalax ehrenbergi* (2n = 60) from Egypt and Israel respectively, have maintained identical chromosome complements for 10,000—25,000 years (Lay and Nadler 1972).

In the above cases, karyotype stability has been maintained for much shorter periods of time than we are claiming for *S. undulatus* and *S. columbianus.* However, other Holarctic taxa offer indirect evidence for long-time karyotype stability. For example, the common red-backed voles of the north temperate zone are assigned to two species, *Clethrionomys glareolus* in Eurasia and *C. gapperi* in North America both having 2n = 56 and identical karyotypes (Hsu and Benirschke 1970). These forest-dwelling voles are considered to be closely related (Corbet 1966), but their ecological requirements are such that they probably could not have occupied the Beringian region at any time during the Riss-Illinoian or Wurm-Wisconsin periods. Therefore, these two taxa must have been separated for no less that 100,000 years, and probably more, just as in the case of *S. undulatus* and *S. columbianus.*

This karyotype stability in Holarctic ground squirrels may be contrasted with the significant amounts of divergence that have evolved in other character sets. In external morphology, *S. undulatus* and *S. columbianus* differ in color pattern and tail proportion. Cranial dimensions also differ in the two species and to a greater degree than the cranial differences exhibited by Siberian and Alaskan pupulations of *S. parryii* (HOFFMANN et al. 1974); ROBINSON 1973). Greater differences in electrophoretic patterns of proteins were also seen between *undulatus* and *columbianus* than between the two *parryii* populations; particularly noteworthy was the occurrence of two unique transferrins (Tf 10, Tf 11) in *S. undulatus* that were not present in *S. columbianus* or any other North American species of *Spermophilus* (NADLER et al. 1973).

It is evident that different character sets in the same species may evolve at different rates, and that genetic differences great enough to separate species may not be accompanied by detectable chromosomal differentiation.

The new chromosomal data presented here support the species affinity of the isolated populations of long-tailed ground squirrels, *S. u. menzbieri* and *S. u. jacutensis,* with other subspecies of *S. undulatus* from the main geographic range studied earlier (LYAPUNOVA 1969; VORONTSOV and LYAPUNOVA 1970). We regard the Yakutsk and Amur isolates as ancient relict forms of *S. undulatus.* However, the habitats of *S. u. jacutensis* and of *S. u. menzbieri* are very different from those occupied by the main populations of *S. undulatus;* the former lives under conditions of the strongly continental climate of central Yakutiya while the latter inhabits the rather rainy and mild climate of the southern Priamur. The ecological and morphological (esp. body size) divergence between these various populations of *S. undulatus* is paralleled by the occurrence of different transferrins. All populations of the smaller animals from the main range (Altai Mountains to Lake Baikal) uniformly possess transferrin 10 (NADLER et al. 1973), whereas *jacutensis* and *menzbieri* have a new, slower transferrin, Tf 11 (NADLER et al. in manuscript).

Although the large body dimensions and identical transferrins might be interpreted as convergence in the two isolated populations, the similarities probably result from a common origin for *S. u. jacutensis* and *S. u. menzbieri,* since the environments they inhabit are so different. Their homozygosity for Tf 11 in comparison to the homozygosity of the Altai-Sayan populations for Tf 10 testify to a prolonged absence of gene exchange between the main geographic range of the species and its northern and eastern isolates. It is possible that a connecting link between the Yakutsk and Amur isolates may be have been represented by the large fossil ground squirrel *S. u. aldanensis* Gromov, which formerly lived on the right (east) bank of the Lena along the lower reaches of its tributary, the Aldan, at the end of the middle Pleistocene (see above). We may further assume that the phenetic similarity between *S. u. jacutensis* and *S. u. menzbieri* may date from the time of Samarian (Kansan) glaciation, when, according to VORONTSOV and LYAPUNOVA (1969), *S. undulatus* was widely spread through eastern Siberia, eastward from the Lena. It is likely that geographical barriers (Lake Baikal and glaciers of the northern Baikal plateau) separated *S. undulatus* range into southwestern and northeastern parts during the Riss-Illinoian glacial period; Tf 10 arose in the former and Tf 11 in the latter area.

Genetic data thus indicate the general origin and history of the Amur and Yakutsk populations of *S. undulatus.* It will be of great interest to study transferrin types from populations of *S. undulatus* in Transbaikalia and Vitimsk, localities lying between areas of known Tf 10 and Tf 11.

Acknowledgements

We thank the U.S. National Academy of Science and the Academy of Sciences of the U.S.S.R. for supporting the joint research project under which this work was carried out. The Institute of Cytology and Genetics, Novosibirsk (Acad. D. K. Belyaev, Director), and the Institute of Biology, Yakutsk (Dd. I. P. Shcherbakov, Director) provided facilities for laboratory and field work, respectively. Dr. N. I. Cha, Professor N. V. Cherskii, Ch. F. Nadler, Jr., and J. F. Hoffmann aided us in field work, and S. M. Valdman provided specimens of *S. u. menzbieri.* Dr. S. I. Radzhabli, Institute of Cytology and Genetics, Novosibirsk rendered the senior author valuable assistance and advice concerning laboratory techniques. The technical assistance of L. Deutsch and D. Pozin, Northwestern University Medical School, is gratefully acknowledged. Supported by National Science Foundation Grants GB32114X and GB29131X, by the University of Kansas General Research Fund and by the Institute of Biology and Pedology, Far East Scientific Center, Academy of Sciences of the U.S.S.R., Vladivostok.

Summary

Chromosomes of Eurasian *S. undulatus menzbieri* and *S. u. jacutensis* (both 2n = 32) are identical to one another both in size and morphology, and in Giemsa band patterns, and are chromosomally indistinguishable from North American *S. columbianus.* Both *S. undulatus* and *S. columbianus* are thought to have evolved from an ancestral species having an amphiberingian distribution, and which was subdivided by the Bering Strait at least 100,000 years ago. Although the karyotype has remained stable since the geographic isolation of the Eurasian and North American population, biochemical and morphological divergence has occurred. Although biochemical differences exist between the geographic isolates *S. u. menzbieri* and *S. u. jacutensis,* and populations within the main contiguous range of *S. undulatus,* chromosomes and gross morphology indicate their conspecificity.

Zusammenfassung

Chromosomen-Evolution bei holarktischen Erdhörnchen (Spermophilus). — 1. Homologien der Giemsa-Banden von Spermophilus columbianus and S. undulatus

Die Chromosomengarnituren von zwei isolierten Unterarten *S. undulatus menzbieri* (aus Amurland) und *S. u. jacutensis (beide* 2n = 32) sind miteinander identisch. Das betrifft nicht nur die Größe der Chromosomen, sondern auch deren Morphologie und Giemsa-Bandenmuster. Diese beiden Unterarten sind ferner in der Chromosomenmorphologie nicht von der nordamerikanischen Art *S. columbianus* zu unterscheiden. Beide Species, *S. undulatus* und *S. columbianus* sind wahrscheinlich aus ancestralen Arten mit amphiberingischer Verbreitung hervorgegangen, welche durch die Beringstraße seit mindestens 100 000 Jahren geteilt ist. Obwohl die Karyotypen seit der geographischen Isolation der eurasischen und nordamerikanischen Population stabil geblieben sind, traten einige Unterschiede biochemischer und morphologischer Merkmale auf. Biochemische Unterschiede bestehen zwar zwischen den geographischen Isolaten *S. u. menzbieri* und *S. u. jacutensis* und bei einzelnen Populationen von *S. undulatus* innerhalb des Hauptverbreitungsgebietes, Chromosomenstruktur und Makromorphologie weisen jedoch auf die Konspezifität dieser Formen hin.

References

Arrighi, R. E.; Hsu, T. C. (1971): Localization of heterochromatin in human chromosomes. Cytogenetics **10**, 81—86.

Caspersson, T.; Zech, L.; Johansson, C. (1970): Differential binding of alkylating fluorochomes in human chromosomes. Exp. Cell. Res. **60**, 315—319.

Colinvaux, P. A. (1964): The environment of the Bering land bridge. Ecol. Monog. **34**, 297—329.

Colinvaux, P. A. (1967): Quaternary vegetational history of arctic Alaska. In: The Bering land bridge. (D. M. Hopkins, ed.) pp. 207—231 Stanford Univ. Press.

Corbet, G. B. (1966): The terrestrial mammals of western Europe. London: G. T. Foulis.

Gromov, I. G.; Bibikov, D. I.; Kalabukhov, N. I.; Meier, M. N. (1965): Nazemnie belich'i (Marmotinae). Fauna USSR, Mammals vol. **3**, no. 2. Moscow and Leningrad: Nauka.

Gromov, I. M.; Gureev, A. A.; Novikov, G. A.; Sokolov, I. I.; Strelkov, P. P.; Chapskii, K. K. (1963): Mlekopitayushchie fauni. 2 vol. Moscow, Leningrad: Acad. Sci.

Hall, E. R.; Kelson, K. R. (1959): The mammals of North America. New York: Ronald Press.

Heptner, V. G. (1941): Taxonomic and zoogeographical interrelations of some Asiatic and North American ground squirrels. Zoogeographica **4**, 21—27.

Hoffmann, R. S.; Lyapunova, E. A.; Nadler, C. F.; Vorontsov, N. N. (1974): Evolutionary relationships of Holarctic ground squirrels (Tribe Marmotini). Symp. Theriol. II, Brno, Czech., 1971. Prague: Czech Acad. Sci. (In press.)

Hopkins, D. M. (1967): The Cenozoic history of Beringia — a synthesis. In: The Bering land bridge. (D. M. Hopkins, ed.) pp. 451—484 Stanford Univ. Press.

Howell, A. H. (1938): Revision of the North American ground squirrels, with a classification of the North American Sciuridae. N. Amer. Fauna **56.**

Hsu, T. C.; Benirschke, K. (1970): An atlas of mammalian chromosomes vol. **4,** folios 171, 172, 175. New York: Springer-Verlag.

Lay, D. M.; Nadler, C. F. (1972): Cytogenetics and origin of North African spalax (Rodentia: Spalacidae). Cytogenetics **11,** 279—285.

Lyapunova, E. A. (1969): Opisanie khromosomnovo nabora i podtverzhdenie vidovoi samostoyatel'nosti *Citellus parryi* (Marmotinae, Sciuridae, Rodentia). In: Mlekopitayushchie. (N. N. Vorontsov, ed.) pp. 53—54. Novosibirsk: Acad. Sci. USSR.

Nadler, C. F. (1966): Chromosomes and systematics of American ground squirrels of the subgenus *Spermophilus.* J. Mamm. **47,** 597—596.

Nadler, C. F.; Vorontsov, N. N.; Hoffmann, R. S.; Fomichova, I. I.; Nadler, C. F. Jr. (1973): Zoogeography of transferrins in Arctic and long-tailed ground squirrel populations. Comp. Biochem. Physiol. **44 B,** 33—40.

Ognev, S. I. (1947): Zveri SSSR i prilezhashchikh stran. vol. 5. Grizuni. Moscow, Leningrad: Acad. Sci. 685 pp.

Rausch, R. L. (1953): On the status of some Arctic mammals. Arctic **6,** 91—148.

Rausch, R. L.; Rausch, V. R. (1968): On the biology and systematic position of *Microtus abbreviatus* Miller a vole endemic to the St. Matthew Islands, Bering Sea. Z. Säugetierkunde **33,** 65—69.

Repenning, C. A. (1967): Palearctic-Nearctic mammalian dispersal in the late Cenozoic. In: The Bering land bridge. (D. M. Hopkins, ed.) pp. 288—311 Stanford Univ. Press.

Repenning, C. A.; Hopkins, D. M.; Rubin, M. (1964): Tundra rodents in a late Pleistocene fauna from the Tofty placer district, central Alaska. Arctic. **17,** 177—197.

Robinson, J. W. (1973): A multivariate analysis of geographic variation in a subset of the genus *Spermophilus.* M. A. thesis, University of Kansas, Lawrence.

Seabright, M. (1972): The use of proteolytic enzymes for the mapping of structural rearrangements in the chromosomes of man. Chromosoma **36,** 204—210.

Vorontsov, N. N.; Lyapunova, E. A. (1969): Stroienie khromosom *Citellus undulatus* i istoriya stanovleniya arealov *C. undulatus* i *C. parryi.* Dokl. Akad. Nauk SSSR **187,** 207—210.

Vorontsov, N. N.; Lyapunova, E. A. (1970): Khromosomnie chisla i vidoobrazovanie u nazemnikh belich'ikh (Sciuridae: Xerinae et Marmotinae) Golarktiki. Bull. Moscow Soc. Nat., Biol. Ser. **75,** 112—126.

Authors' addresses: C. F. Nadler, Department of Medicine, Northwestern University Medical School, Chicago, Illinois 60611, USA; E. A. Lyapunova, N. N. Vorontsov, and N. A. Malygina, Institute of Biology and Pedology, Far East Scientific Center, Academy of Sciences of the USSR, Vladivostok 690022; R. S. Hoffmann, Museum of Natural History and Department of Systematics and Ecology, University of Kansas, Lawrence 66045, USA

Taxonomy and zoogeography of *Lemmus* spp. (Rodentia: Arvicolinae), with notes on laboratory-reared lemmings

By R. L. RAUSCH and V. R. RAUSCH

Receipt of Ms. 15. 2. 1974

Introduction

Lemmings of the genus *Lemmus* Link, 1795, have long attracted interest because of the high numerical densities attained at intervals by their populations. In earlier times, in northern Europe, such events seemed so remarkable as to be explained by some as a consequence of the animals' having fallen from the sky (HÖGSTRÖM 1749). During the last 25 years, lemmings have been the object of intensive ecological investigation in Eurasia and North America, although there has been no consensus concerning their taxonomic relationships.

In 1959, a colony of brown lemmings from arctic Alaska was established in our laboratory, primarily to provide experimental animals for the study of zoonoses indigenous to arctic and subarctic North America. A colony of lemmings from Fennoscandia was similarly established in 1964. The lemmings proved to have advantages as laboratory animals, and at the same time the existence of the colonies permitted observations to be made on their biological characteristics and comparisons of chromosomes to be undertaken for the two forms and their hybrids. The results of these observations and comparisons, with a review of the zoogeography of *Lemmus*, are reported in the present paper.

Materials and methods

For convenience of reference, the nomenclature for North American lemmings is according to HALL and KELSON (1959).

A colony of *Lemmus trimucronatus alascensis* Merriam from Point Barrow (arctic coast of Alaska) was first established in 1954 but was lost in 1958. After re-establishment in October 1959, with 8 individuals from the same locality, it has been maintained to the present time. A subcolony of individuals of *L. t. subarcticus* Bee and Hall, from northeastern Alaska (Beaufort Lagoon), and *L. t. alascensis* has been maintained since 1970. The colony of *L. lemmus* (Linnaeus) was established in 1964 with 11 animals from Norway, and cross-breeding between *L. lemmus* and *L. trimucronatus* was carried on during 2 years. Three males of *L. nigripes* (True) from St. George Island (Pribilof Islands) were crossed with females of *L. trimucronatus* and *L. lemmus*. Additional subcolonies of *L. trimucronatus* consisted of melanistic animals and hairless mutants. Complete data for the 30—35 generations of *L. trimucronatus* produced during the 14.5 years of the colony's existence (2 generations per year were most common, but 3 were occasional) are not summarized here; the information given is intended to provide a basic definition of characteristics of laboratory-reared animals. Biological data were recorded for many individuals from birth to death.

Tissues for microscopic examination were fixed in 10 % formalin, embedded by the paraffin method, sectioned at 0.005—0.010 mm, and stained routinely in hematoxylin-eosin. Special stains were applied as necessary.

For cytogenetic studies, animals trapped or taken from the colonies were: *L. trimucronatus alascensis,* 10 ♂♂, 5 ♀♀; *L. t. alascensis* x *L. t. subarcticus,* 2 ♂♂, 3 ♀♀; *L. t. subarcticus,* 1 ♀; *L. t. yukonensis* Merriam, 1 ♂; *L. nigripes,* 2 ♂♂; and *L. lemmus,* 5 ♂♂, 3 ♀♀. The series of *L. t. alascensis* included individuals with normal (brown) pelage and melanistic

Z. Säugetierkunde 40 (1975) 8—34

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

pelage, as well as hairless mutants. Preparations were made also from crosses: *L. trimucronatus* x *L. lemmus; L. t. alascensis* x *L. nigripes;* and from progeny obtained by crossing F_1 hybrids back to parental forms.

The animals were given 0.4 ml of 0.05 % colcemid intraperitoneally, after which tissues were collected and treated with 1 % sodium citrate, stained in 2 % acetic orcein, frozen on solid CO_2, and mounted permanently on slides (Conger and Fairchild 1953; Nadler and Block 1962). From *L. nigripes,* only testicular preparations in lactic-acetic-orcein were studied (Welshons et al. 1962). Preparations to demonstrate G-bands were made following the method of Seabright (1972), but with the use of marrow and flame-dried as recommended by Dr. C. F. Nadler (personal communication). Chromosomes were counted in 10 to 50 cells from each animal. Experimental karyotypes were assembled from photographs of 36 cells in mitotic metaphase, and total lengths of acrocentric chromosomes and arm-ratios of metacentric-subtelocentric chromosomes were recorded for 5 ♂♂, 5 ♀♀, Point Barrow-Beaufort Lagoon origins; 1 ♂, Seward Peninsula; and 1 ♂, St. George Island. Such ratios were obtained for subtelocentric chromosomes in specimens of hybrids and back-crosses. Measurements of sex-chromosomes in meiotic preparations were recorded for 5 ♂♂ *(L. t. alascensis).* For comparison, karyotypes were assembled for 2 ♂♂ and 2 ♀♀ of *L. lemmus.* The karyotypes, each from a single cell from marrow, spleen, or testis were arranged by pairing chromosomes by length and conformation. Examination of meiotic preparations was helpful in selecting the sex-chromosomes. The identity of pairs was also established by correlation of G-bands in 5 *L. t. alascensis,* 2 *L. t. alascensis* x *L. t. subarcticus,* and 3 *L. lemmus.*

Characteristics of laboratory-reared lemmings

When the colony was well established, with reproduction occurring regularly, the breeding stock of *L. trimucronatus* was selected for large, relatively docile animals, eliminating the smaller, hyperactive individuals that were usually more aggressive. Inbreeding was avoided to the extent possible within the constraints of a colony numbering usually 100—120 animals, of which about 20 pairs were breeding. However, brother-sister matings were made occasionally, and this practice was routine in attempts to perpetuate a mutation (see below). Numbers of *L. lemmus* were kept at the minimum required to maintain the colony, i. e., not more than 50 individuals, of which 4—6 pairs were reproducing.

Housing

The rodents were kept in stainless-steel cages, 46 × 33 × 16.5 cm in size, with slip-over lids covered by 5 mm stainless-steel mesh. Shavings of wood were used as litter, with cotton for nesting; nest-boxes were not provided. After losses due to disease had occurred on several occasions, a regime was established under which cages were cleaned twice weekly, thoroughly washed as required, and autoclaved whenever signs of disease were noted. Eventually, too, all animals were kept under constant illumination at temperatures from 13 to 18° C. Until the colony was moved from Anchorage to Fairbanks in 1967, relative humidity could not be controlled; since 1967, it has ranged from 30 to 40 % in the animal room.

Diet

Two similar diets proved to be suitable for *L. trimucronatus* as well as for most arvicoline rodents of other species that were maintained. These consisted of: 1) lettuce and carrot *ad libitum,* supplemented with alfalfa pellets and commercial mouse-diet (crude protein, 24 %; crude fat, 4 %); and 2) mouse-diet, alfalfa pellets, carrot, and water *ad libitum.* Water-intake by brown lemmings averaged 30 ml per animal over a 24-hour period. Approximately equal numbers of *L. trimucronatus* were maintained on each diet. The colony of *L. lemmus* received only the second

diet, supplemented with small quantities of lettuce. The use of mosses as food for *L. lemmus* was economically not feasible, although such vegetation has been considered important for the maintenance of this species in captivity (FRANK 1962; DE KOCK 1966; MARCSTRÖM 1966).

Growth and development

For *L. trimucronatus,* weights were recorded for individuals in litters born throughout the year to pairs maintained on the first diet, beginning on the day of birth and continuing until death. The mean birth-weight of 46 animals (24 ♂♂, 22 ♀♀) was 3.97 gm, with a range of 3.0—5.2 gm. At the time the young were removed from the breeding-cages, individual weights ranged from 13.5 to 30.1 gm (avg. of 41: 20.6 gm). After the animals were a month old, mean bi-weekly gains in weight (not including pregnant females) ranged from 1.2 to 4.0 gm until an age of about 5 months (140 days), after which the rate of growth decreased or stabilized. Mean weight at an age of 140 days was 59.5 gm. The maximum weights recorded were: males, 131.4 gm; nonpregnant females, 95.4 gm; and pregnant females, 114.2 gm.

A light dorsal pelage was apparent 2—3 days after birth; the pinnae became well defined in 3—6 days; a dorsal stripe was evident in 4—6 days; and the pelage was becoming brownish at 6 days. The eyes opened 6—8 days after birth; the lower incisors were visible after 3 days; the upper incisors were visible after 6 days, as were the nails and the ventral pelage. The young were active in the cage 8—9 days after birth, and began to eat solid food at an age of 12—14 days. The sex of young animals could be determined macroscopically within 7—10 days after birth.

Total lengths of brown lemmings less than 14—18 days old were not recorded routinely; at an age of 2 days, the animals ranged in length from 44.5 to 50 mm. At 26—34 days of age, mean total lengths were 104.8 mm for 35 males and 110.1 mm for 35 females, combining animals on both diets. When fully grown, at an age of 5 months or more, total lengths ranged from about 140 to 160 mm. The maximum life-span of the laboratory-reared animals was about 2 years, although few were kept so long.

Reproduction

Lemmings of both species were usually paired for breeding at an age of about 2 months. The pairs remained permanently together for up to a year, after which, to sustain productivity in the colony, they were replaced with young animals. Litters were produced regularly throughout the year, and the sex-ratio of the progeny was approximately 1:1. The young animals were removed from the breeding-cages when 14—18 days old.

Copulation usually took place immediately after pairing, and postpartum copulation was characteristic thereafter. The gestation period (minimum interval between litters) of *L. trimucronatus,* not calculated to the hour, was 20—21 days. One pair established when the female was 48 days old had 5 litters at intervals of 20, 21, 20, 21, and 21 days, beginning with the first copulation. The length of intervals between litters tended to increase after about the sixth. One pair produced 8 litters 21, 20, 23, 19, 23, 21, and 40 days apart, after which the male died; another male was introduced, and the next litter was born 21 days after pairing, followed by others at intervals of 42, 23, 58, and 22 days, when the pair was replaced with young stock. For a series of 101 litters, the intervals ranged from 17 to 197 days, with a mode of 21. Recorded intervals of less than 20 days were: 17 days, 1; 18 days, 2; and 19 days, 8.

The mean size of litters of *L. trimucronatus* was between 4 and 5. In 56 litters produced by animals on the first diet, numbers ranged from 1 to 10 (avg. 4.4; mode 4), for a total of 248 progeny. In 88 litters produced by animals on the second diet, the range was the same, with a mean of 4.2 and a mode of 3, for a total of 371 progeny. A mean litter-size of near 7 has been reported for wild *L. trimucronatus* based on embryo-counts (Krebs 1964; Mullen 1968).

The females attained sexual maturity at an early age; the vagina was perforate in many animals at an age of 14 days. During 1962—63, an unusual number of young females was found to have been inseminated by the male parent before the young had been removed from the breeding-cages. For some, pregnancy was confirmed when the animals were killed for examination at an age of 20 to 31 days, and maximum ages at which insemination could have occurred (i. e., ages at time of removal from the breeding-cages) were 14 days, 1; 15 days, 2; 16 days, 1; 17 days, 4; 18 days, 2; and 19 days, 2. In addition, 4 young females produced litters at ages of 35, 36 (2), and 39 days. The earliest age at which spermatozoa were found in the epididymis of a male was 22 days; the testes of this animal measured 7 × 6 mm. Wild females have been estimated to attain sexual maturity at an age of 3 to 4 weeks (Krebs 1964; Mullen 1968); Krebs considered that males become sexually mature at an age of 4 to 5 weeks.

During 1962—63, the early attainment of sexual maturity in young females was correlated with increased productivity in the colony. For the period January—April 1961, as a comparison, 17 pairs produced 169 progeny, for an average of 9.9 per pair, whereas during the same period in 1963, 33 pairs produced 409 progeny, for an average of 12.4 per pair. That extrinsic factors were responsible for this variation was not apparent.

The gestation period of *L. lemmus* was also 20—21 days, as reported by Kalela (1961) and Frank (1962). For 26 litters produced by 4 pairs, the range in number was 1 to 7 (avg. 4.8; mode 4), for a total of 125 progeny. For wild lemmings, based on small numbers of embryo-counts, Wildhagen (1953) reported a mean of 5.9; for captive animals, means were 4.1 (Frank 1962), 5.1 (Kalela 1961), and 5.3 (Marcström 1966). The intervals between litters were usually less uniform than in *L. trimucronatus,* in our colonies, although the upper extremes were not so great. Nine litters produced by one pair were separated by intervals of 27, 17, 30, 23, 39, 23, 29, and 20 Days. Insemination of young females by the male parent in the breeding-cages occurred occasionally. Frank (1962) observed that the vagina may be perforate in 12-day-old females, and the production of litters by females 35 and 39 days old was reported by Kalela (1961) and Frank, respectively.

Diseases and abnormalities

During two years after the colony of *L. trimucronatus* was re-established in 1959, a significant mortality was associated with fatty metamorphosis of the liver, the cause of which was not specifically determined. In early stages of the disorder, the liver was pale yellow and somewhat enlarged. It was found in sections that hepatic cells around the central veins were usually first affected, and the changes progressed to extensive cirrhosis. After it became possible to maintain uniform low temperatures in the animal room, this condition was no longer a problem. In laboratory rats, it has been found that lower temperatures have a lipotropic effect, preventing fatty metamorphosis in the liver of animals receiving a diet low in choline (cf. Masoro 1966), and we presume that a similar mechanism was involved in the case of the lemmings. Macroscopic signs of this condition were not observed in other arvicoline

rodents receiving the same diets, although evidence of slight hepatic lipidosis was sometimes found microscopically in varying lemmings, *Dicrostonyx* spp., and red-backed voles, *Clethrionomys rutilus* (Pallas).

Dental disorders, a serious problem, usually involved excessive growth of the incisors. Overgrowth of the molars ventrad or dorsad within the alveoli, often associated with periodontal disease, abscess-formation, and pressure-effects (e. g., on the optic nerve), has rarely been observed in *Lemmus,* although it was not unusual in certain other species (e. g., *Dicrostonyx* spp.; *Microtus abbreviatus* Miller) in the laboratory. This condition we attributed to insufficient abrasion of the molar surfaces.

Bacterial infections, both acute and chronic, occurred occasionally in lemmings as well as in rodents of other species. In *Lemmus,* enteritis and pneumonitis were the disorders most frequently observed. The pathogen commonly associated with pulmonary disease and occasionally with infections of the middle ear was identified as *Klebsiella pneumoniae.* Other organisms isolated from diseased lemmings were *Proteus* sp., *Alcaligenes metalcaligenes, Escherichia coli, Pseudomonas fluorescens, Aerobacter cloacae, Streptococcus pyogenes,* and *S. uberis.* Losses from such infections were much reduced under conditions of controlled low temperatures and increased humidity.

Neoplasia were found rarely in *Lemmus,* as compared with some of the other arvicoline rodents in the colonies. Gastric papillomatosis, occurring frequently in *M. abbreviatus* (cf. Rausch and Rausch 1968), was recorded once in *L. trimucronatus.* Single cases were observed also of the following: adenocarcinoma of the pancreas, with possible metastasis to the ovary; adenocarcinoma of mammary origin; subcutaneous lipoma; and mesothelioma, extensively involving the serosal surfaces of the abdominal cavity. A subcutaneous mass identified macroscopically as a tumor in one animal was found to be a mycotic abscess, probably mucormycosis. This condition has been reported in other species of rodents in our colonies (Ohbayashi 1971).

A mite, *Laelaps lemmi* Grube, has been perpetuated since the colony of *L. trimucronatus* was established, and sometimes caused local irritation around the eyes of the animals. No helminths were perpetuated under laboratory conditions.

A mutation, congenital hypotrichosis, occurred in the colony of *L. trimucronatus* (Fig. 1); all mutants were descendants of a pair trapped at Point Barrow in 1959. In contrast to the mutation "hairless" (hypotrichosis cystica) in the laboratory mouse, *Mus musculus* Linnaeus, and described in *Microtus arvalis* (Pallas) by Frank (1962a), early growth of hair did not occur in the mutant brown lemmings. However, an apparently similar mutation has been described in the golden hamster, *Mesocricetus auratus* Waterhouse, by Festing and Wright (1972). The first mutant brown lemming was born on 24 June 1961, after which additional specimens were obtained by inbreeding. The subcolony numbers about 40 animals at the present time.

The affected animals varied in degree of hypotrichosis, and completely hairless individuals were rare. In most, the body was hairless, normal-appearing pelage extended anteriad from the eyes, vibrissae were well developed, and the feet were hair-covered. Sometimes sparse hair was present dorsally over the anterior portion of the body, or the entire dorsum was covered by a thin pelage. Excessive growth of nails seemed to be an associated condition, but no abnormalities were observed in the teeth. Hairless pairs did not produce uniformly hairless progeny, but the size of litters was small, suggesting the possibility that homozygosity is genetically lethal. The findings suggest that the pattern of inheritance of this mutation is consistent with that of an autosomal dominant gene expressing incomplete penetrance, as in hidrotic ectodermal dysplasia in man (J. W. Lindsay, personal communication).



Fig. 1. A hairless mutant lemming with normal littermates. The animals are F_2 progeny, 20 days old, from a normal x hairless cross, *Lemmus trimucronatus alascensis*

Hairless animals were recognizable at birth by their uniform pink color, contrasting with the darker dorsum of normal or partially hairless individuals. The hairless skin did not change macroscopically with age, and cyst-formation characteristic of the mutation "hairless" was not observed. Under low magnification, numerous short, colorless hairs were visible in ostensibly hairless areas, and isolated guard-hairs were occasionally present. The surface of the skin was usually covered by sebum, with discrete accumulations extending from each hair-canal. When formalin-fixed skin was dehydrated and cleared in xylene, dissolving the sebum, hair-canals were found to be abundant, but few contained hairs. The openings of the canals at the surface were much distended, ranging in diameter from about 0.015 to 0.080 mm. There was no indication that the characteristics of the skin of hairless animals were affected by different ambient temperatures. The mutants tolerated higher temperatures than did normal animals.

Microscopically, the skin of hairless areas was characterized by scarcity and hypoplasia of hair-follicles, defective structure of hairs, usually hyperplasia of sebaceous glands, and distended hair-canals (Fig. 2). The stratum corneum was usually not thickened. The dermis consisted mainly of a loose stroma in which a few hypoplastic follicles of guard-hairs were scattered. Such hairs as developed usually lacked a medulla. The more superficial follicles associated with the under-fur were relatively numerous and contained defective, unpigmented hairs that rarely extended above the stratum corneum. The sebaceous glands were characteristically hyperplastic, with some variation in degree from area to area. Sebum accumulated in the hair-canals distal to the openings of the sebaceous ducts, causing marked distension. In the hairless females, the epidermis of all 8 teats was frequently hyperplastic, with deep fissures and hyperkeratosis. Since this condition prevented sucking, litters from such females usually died soon after birth. The mammary glands were usually normal histologically. FRANK (1962a) observed high mortality among litters of voles showing the mutation "hairless", because of dysfunction of the mammary glands.

The juxtauricular glands (SCHAFFER 1940, p. 235; MACPHERSON and GIBSON 1965) and the glandular area in the dorsal skin at the base of the tail (WALLIN 1967) were readily visible in the hairless animals. Microscopically, these glands appeared to be identical in structure. They may produce identical pheromones.

In 1953, when lemmings were abundant at Point Barrow, the population included



Fig. 2. Section of dorsal skin from a hairless mutant lemming. Hematoxylin-eosin

a small proportion of melanistic animals, some of which were sent to Anchorage and maintained in the laboratory. This character was inherited as a simple recessive. An iapparent mutation was observed in *L. lemmus* in 1966. The affected animals had a pure white juvenile pelage that was replaced by adult pelage of normal color and pattern.

Hybridization

For cross-breeding, mixed pairs of *L. trimucronatus* and *L. lemmus* were established in the laboratory under conditions described above. Of 15 pairs established, 11 produced 69 F_1 progeny in 16 litters ranging in size from 3 to 7 (avg. 4.3). The number was not recorded for an additional litter that was born dead. In pelage, the F_1 hybrids exhibited color-patterns like those of the parental types and intermediate (Fig. 3). Four litters (6, 6, 3, and 3) with the following combinations were typical: 1. 3 like *trimucronatus* and 3 intermediate, tending more toward *lemmus;* 2. 3 like *trimucronatus* and 3 like *lemmus;* 3. 3 like *trimucronatus;* 4. 3 intermediate, tending more toward *lemmus*. The pelage of the *lemmus*-like hybrids often showed a preponderance of black. The sex-ratio of the hybrids was approximately 1:1, and no correlation of sex with phenotype was discerned.

Eleven pairs of F_1 hybrids were maintained for 4 to 6 months, a period sufficient to permit breeding. The animals copulated readily, but none produced young, and it was determined microscopically from sections of testes that the males were typically sterile. The testes macroscopically were normal in size and development, but findings in sections indicated that early-stage failure of gametogenesis was characteristic. The epithelium of the testicular tubules was usually poorly developed, often with only a single layer of mixed Sertoli cells and spermatogonia; in some, a few primary spermatocytes were present (Fig. 4). Similar findings have been reported by Spannhof (1959) and Zimmermann (1965) in male hybrids of red-backed voles, *Clethrionomys* spp. Five additional F_1 males produced no progeny when mated with females of the parental forms.

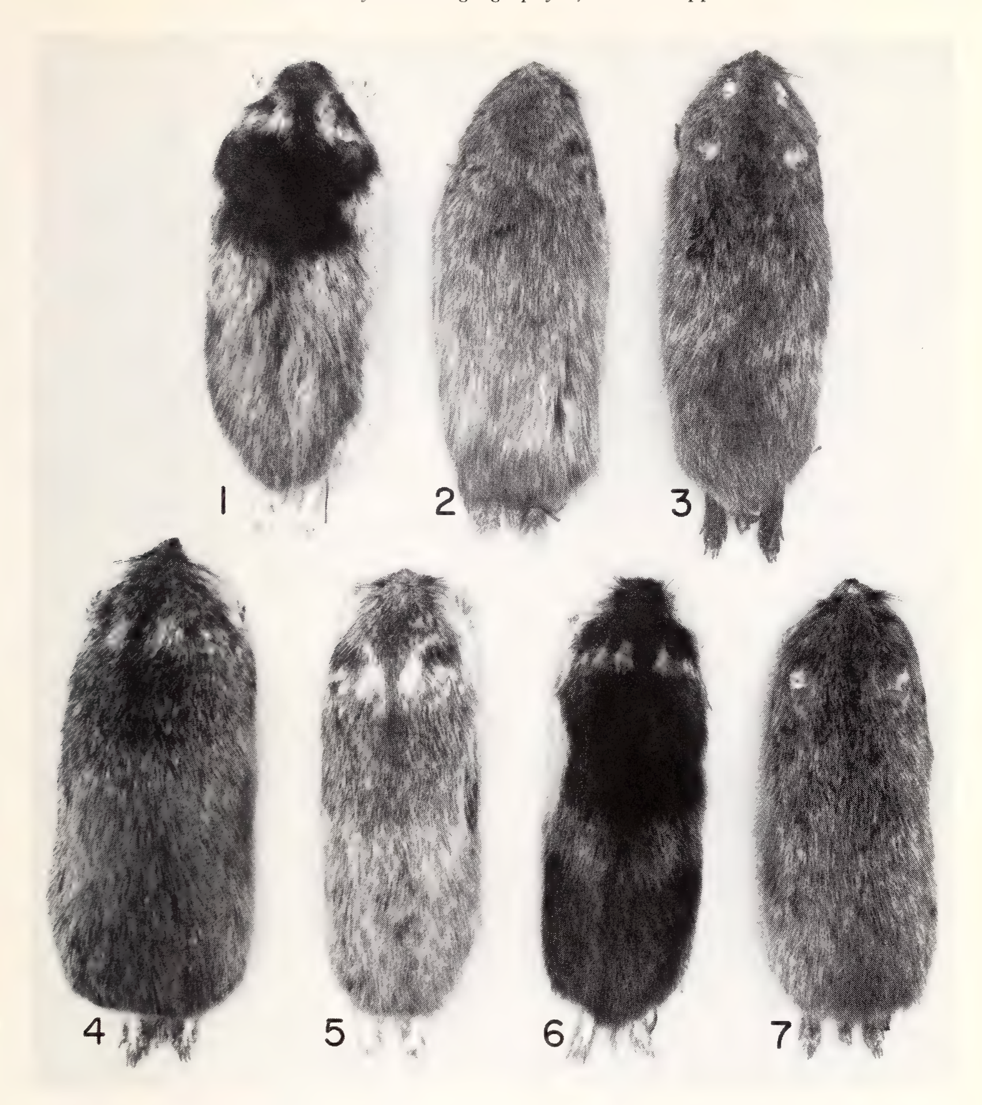


Fig. 3. Patterns of pelage of *Lemmus* spp. and their hybrids. 1 = *Lemmus lemmus;* 2 = *Lemmus trimucronatus;* 3 = *Lemmus nigripes;* 4—6 = Hybrids of *Lemmus trimucronatus* x *Lemmus lemmus;* 7 = Offspring of *Lemmus trimucronatus* x *Lemmus nigripes*

The F_1 females were usually, if not always, fertile. Eight crossed back to *L. trimucronatus* or *L. lemmus* produced 27 litters, totaling 94 young; numbers in 2 additional litters were not recorded. The average size of litters obtained from backcrosses was slightly smaller than that from crosses of parental forms. The sexes of the progeny were approximately equal, and no still-born young were recorded. In pelage, the progeny resembled the F_1 hybrids. Of 16 young (4 litters) produced by an F_1 female with *L. lemmus,* 14 were similar to *lemmus* and 2 were like *trimucronatus.* In other cases, intermediate patterns were observed.

In males produced by F_1 females crossed back to either parental form, the expected

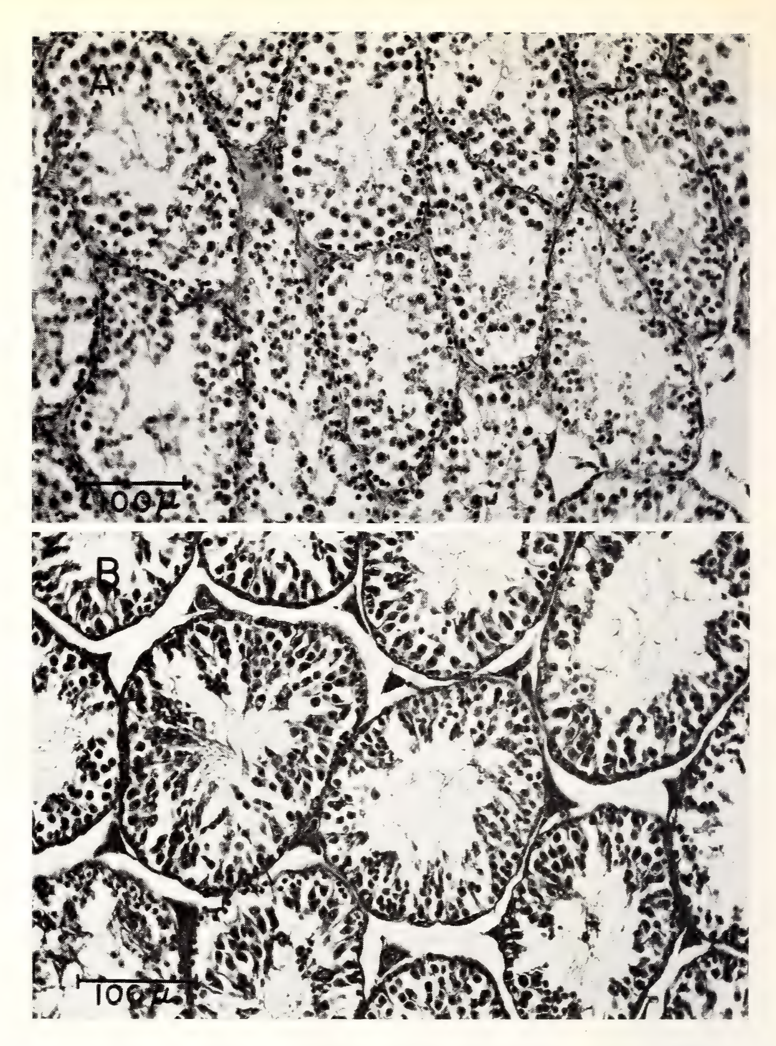


Fig. 4. Sections of testes of F_1 males from *Lemmus trimucronatus* ♂ x *Lemmus lemmus* ♀, showing gametogenic failure. A = Age 6.5 months. B = Age 11 months. Hematoxylin-eosin

ratio of fertile to infertile individuals would be 1:1, if it is assumed that normal gametogenesis would take place in half the males, i. e., those possessing compatible sex-chromosomes (see below). In sections of testes, the conditions observed ranged from near germinal-cell aplasia, with the tubular epithelium consisting of but a single layer of cells, to complete spermatogenesis (Fig. 5). In sterile males, developmental arrest occurred at various stages of gametogenesis; in those ostensibly fertile, in which gametogenesis had been complete, the spermatozoa sometimes had degenerated in situ, suggesting that fertility was at least reduced. In the few epididymides sectioned, the tubules were filled with eosinophilic debris, and no spermatozoa were identifiable. Male fertility was demonstrated by the mating of a male obtained from a back-cross with a similar female [(*L. trimucronatus* x *L. lemmus)* x *L. lemmus*]; however, only a single offspring was produced.

Only 2 males of *L. nigripes* were used for breeding. Each was mated successively with 2 female *L. trimucronatus*, resulting in a total of 10 F_1 progeny. In pelage-color, these were somewhat intermediate between the parental types (cf. Fig. 3). Both

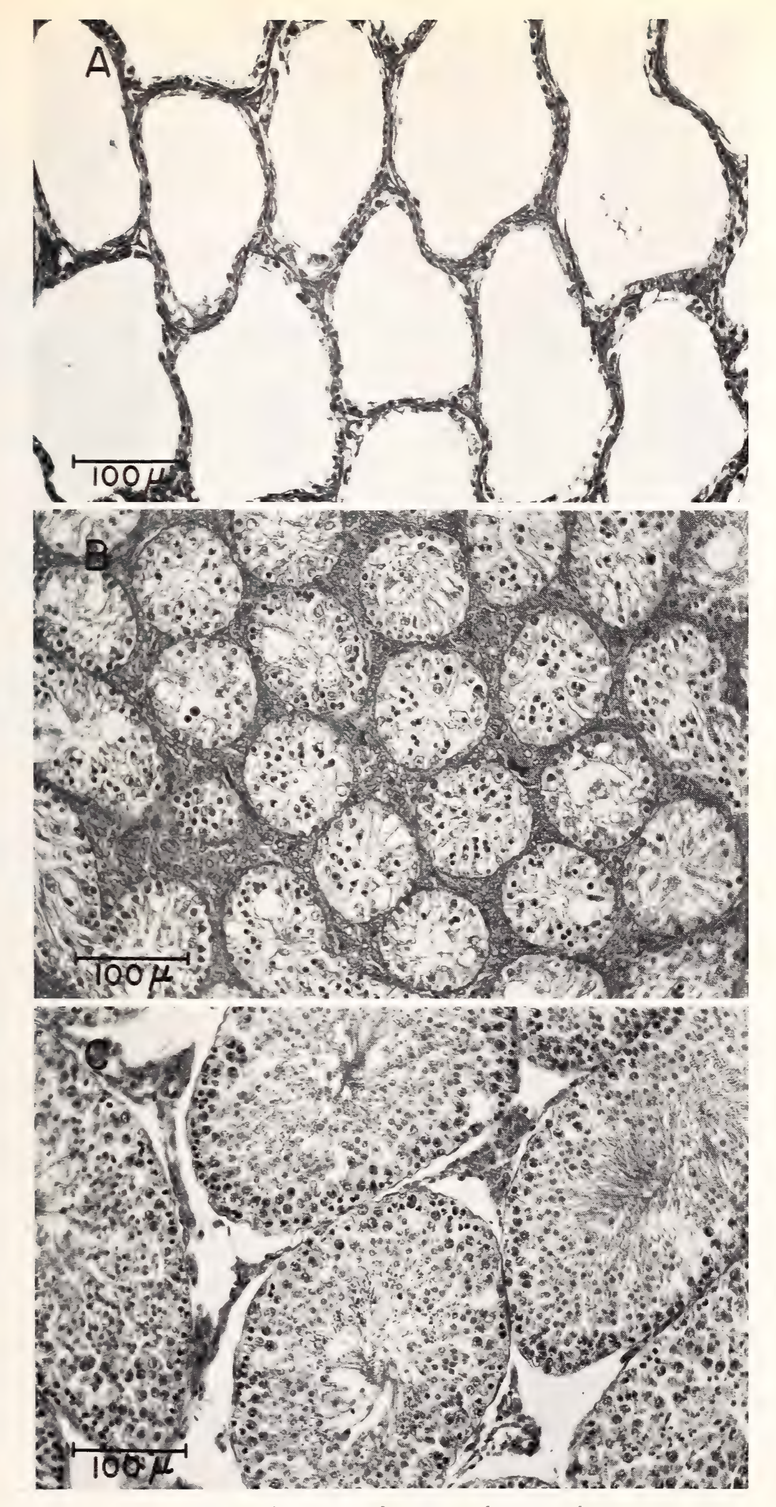


Fig. 5. Sections of testes from back-crosses of *Lemmus lemmus* ♂ x (*Lemmus trimucronatus* x *Lemmus lemmus*) F1 ♀, showing variation in gametogenesis. A = Age 5 months. Aplasia of testicular epithelium. B = Age 5 months, littermate of A. Early gametogenic failure. Karyotype shown in Fig. 11, II. C = Age 5 months. Complete gametogenesis with degeneration of spermatozoa in the lumina of the tubules. Hematoxylin-eosin

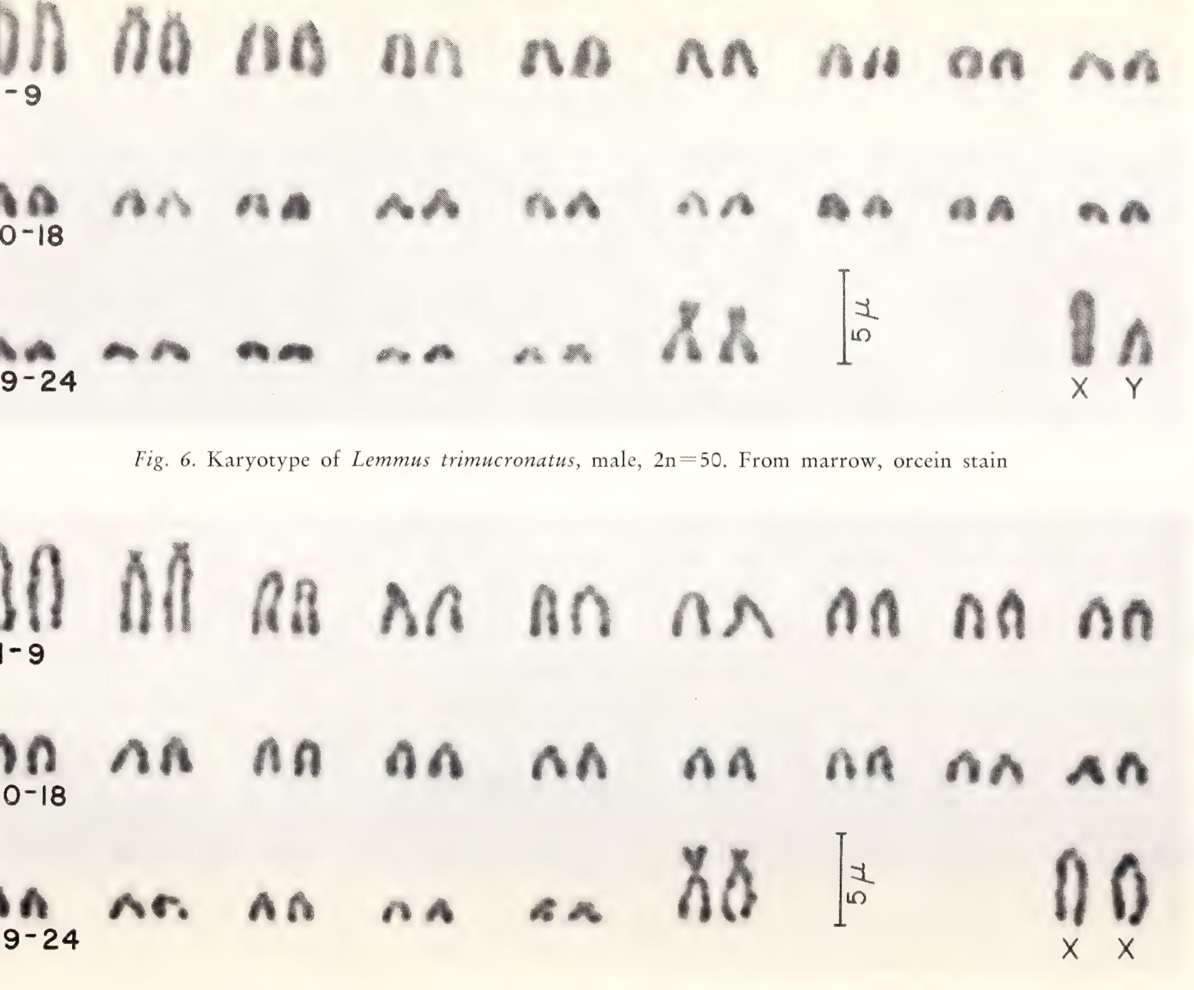


Fig. 6. Karyotype of *Lemmus trimucronatus*, male, 2n=50. From marrow, orcein stain

Fig. 7. Karyotype of *Lemmus trimucronatus*, female, 2n=50. From marrow, orcein stain

sexes of the F_1 progeny were fertile, as indicated by the production of 24 young by the two F_1 pairs that were established. Crossing back of these animals also was successful; a male paired with an *L. trimucronatus* produced 8 young, and a female paired with one of the *L. nigripes* produced 4. The mating of an F_1 female with *L. lemmus* resulted in 10 progeny.

Description of karyotypes

Lemmus trimucronatus (2n=50). The diploid number was 50 and the NF 52 for animals from Point Barrow, Beaufort Lagoon, and the Seward Peninsula. In both males and females, 23 pairs of autosomes were classified as acrocentric (arm-ratios ≧6.05), although accurate measurements were not always obtainable because of the minute size of the small arms. Two of the largest autosomes in this group (pair No. 2 in the karyotypes) were near subtelocentric, and the small arms were well defined; the arm-ratio in this pair averaged 6.87, but the range was 6.05 to 8.20; classification of this pair as subtelocentric would bring the NF to 54. One autosomal pair was metacentric to subtelocentric (arm-ratio 1.58–3.95). The X-chromosome was identified as a large acrocentric element. The Y-chromosome, selected partly on the basis of measurements of the sex-bivalent in haploid figures, was acrocentric, and was near 3/5 of the total length of the X. The chromosomes of one male cell and one female cell, with 23 acrocentric pairs of autosomes graded by size, and one metacentric-subtelocentric pair (No. 24) placed last among the autosomes, are arranged in karyotypes (Figs. 6 and 7). A meiotic preparation from a male is shown in Fig. 8.

Variation was noted in the arm-ratios of the individuals of pair No. 24. The centromeres in these chromosomes either were median, with arm-ratios as a result to a minimum of 1.58, or were subterminal in position. Such variation was observed

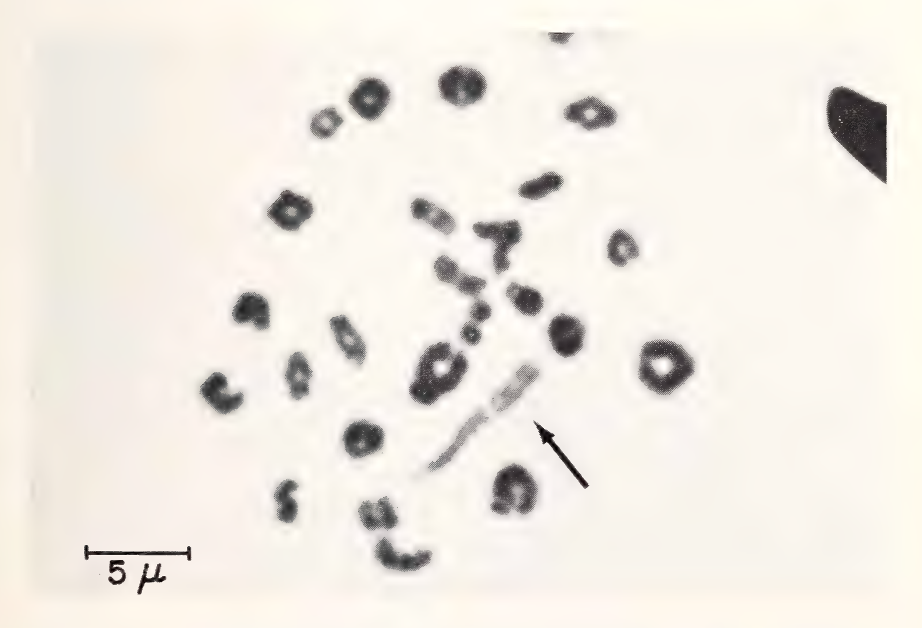


Fig. 8. Meiotic preparation from testis, *Lemmus trimucronatus.* Arrow indicates sex-chromosome bivalent

among different animals of common origin (e. g., stock from Point Barrow) and was seen in animals of all pelage-types. In some cells, the 2 individuals of this polymorphic pair also differed slightly in total length. In the male *L. t. yukonensis* (Seward Peninsula), the arm-ratio ranged from 3.10 to 3.95 for this pair.

Lemmus nigripes (2n=50). Twenty-three pairs of autosomes were acrocentric (arm-rations ≧6.85), and one pair (No. 24 in the karotype; Fig. 9) was subtelocentric, with lower arm-ratios (3.00—3.23). Pair No. 2 ranged in arm-ratio from 6.85 to 8.75. The X- and Y-chromosomes selected were relatively large, and both were acrocentric. The NF was 52. The karotype of this taxon appears to be indistinguishable from that of. *L. trimucronatus.*

Lemmus lemmus (2n=50). Our findings for this species were in agreement with those reported by Matthey (1957), i. e., 24 pairs of autosomes and the sex-chromosomes were acrocentric, and the karyotypes thus demonstrated an NF of 50. The X-chromosome was one of the larger elements. The Y-chromosome was approximately half the size of the X.

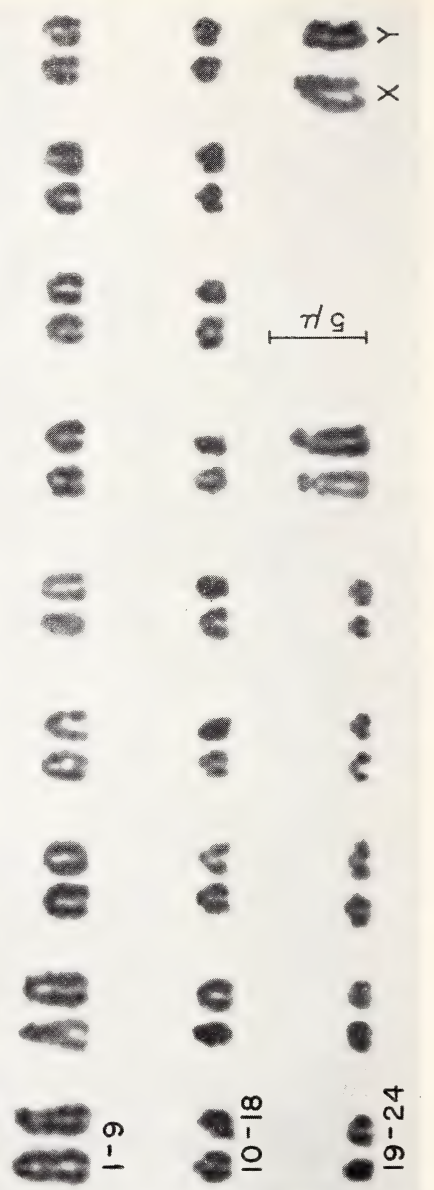


Fig. 9. Karyotype of *Lemmus nigripes,* male, 2n=50. From testis, lactic-acetic-orcein

G-Bands

Karotypes of *L. trimucronatus* and *L. lemmus* with autosomes graded by size (pairs 1—23) and with apparent homologues matched in pairs by banding patterns are shown in Fig. 10. In this arrangement, 3 major differences are evident between the 2 species. An absence of small, well defined arms in pair No. 2 in *L. lemmus* and the similarity of the banding pattern in this pair between the species suggest that a loss of such arms has occurred in *L. lemmus.* As well, in *L. lemmus,* the pattern of banding observed in 2 acrocentric autosomes (pair No. 24) suggests that they are equivalent to the polymorphic pair in *L. trimucronatus,* but that a loss of the small arms has occurred in *L. lemmus.* The polymorphism noted in this pair in *L. trimucronatus* appears to be a result of a pericentric inversion in one element



Fig. 10. Karyotypes of lemmings, showing banding patterns with Giemsa stain. I = *Lemmus trimucronatus*, male and female. II = *Lemmus lemmus*, male and female

as the pattern of banding suggests has taken place. The X-chromosomes of the 2 species appear to have similar bands. A third major chromosomal difference between the 2 species is apparent in the Y-chromosomes, which are dissimilar in size and in banding pattern.

Karyotypes of hybrids

The diploid chromosomal number was 50 in all preparations from male and female progeny of the combinations: A = *L. trimucronatus* x *L. nigripes* (3 animals studied); B = *L. trimucronatus* x *L. lemmus* (11 animals studied); C = *L. lemmus* ♂ x *(L. trimucronatus* x *L. lemmus)* F_1 ♀ (14 animals studied); D = *L. trimucronatus* ♂ x *(L. trimucronatus* x *L. lemmus)* F_1 ♀ (2 animals studied); E = *L. lemmus* ♂ x *(L. trimucronatus* x *L. nigripes)* F_1 ♀ (2 animals studied). The karyotypes were assembled from orcein-stained preparations only.

A. Karyotypes of *trimucronatus* x *nigripes* appeared not to differ from those of the parental forms.

B. In karyotypes of F_1 progeny of *L. trimucronatus* x *L. lemmus,* certain components of both parental types were immediately apparent. All but 2 of the autosomes were acrocentric. These 2, one large acrocentric-subtelocentric and one medium-sized subtelocentric, were identifiable as one element of pair No. 2 and one element of the polymorphic pair No. 24 in *L. trimucronatus.* The subtelocentric element representing one from the polymorphic pair of *L. trimucronatus* ranged in arm-ratio from 3.10 to 3.70. Discrimination of the Y-chromosome in F_1 animals was not possible in orcein-stained material (mitoses). In some meiotic preparations from testes, a dissociation of the sex-chromosomes was noted. Failure to form a normal bivalent might have been the cause of the sterility observed in the F_1 males. A karyotype of an F_1 female is shown in Fig. 11.

C, D, E (Back-crosses). Based on observation of the large acrocentrics-subtelocentrics (pair No. 2) and the medium-sized metacentrics-subtelocentrics (pair No. 24) of *L. trimucronatus,* the following combinations were discerned in karyotypes assembled from progeny of F_1 females crossed back to *L. trimucronatus* or *L. lemmus:* 1. 2 large acrocentric-subtelocentric autosomes were present, 1 was present, or none was distinguishable; 2. 2 medium-sized subtelocentrics were present, 1 was present, or none was identified. Such combinations would be expected, depending upon species of male mated to F_1 females. Also expected would be 3 different karyotypes based on pairing of the sex-chromosomes. However, the discrimination of the sex-chromosomes was not possible without morphological criteria other than those of total length and arm-ratios. A karyotype of a sterile male obtained from the back-cross *L. lemmus* ♂ x *(L. trimucronatus* x *L. lemmus)* F_1 ♀ is shown in Fig. 11 (cf. Fig. 5).

Interpretation of cytogenetic findings

Lemmings of the genus *Lemmus* have a holarctic distribution, mainly in arctic and subarctic tundra. Although the relationships of the various named forms have remained uncertain, 3 types usually have been distinguished: the yellow-and-black form in northern Fennoscandia and on the Kola Peninsula; the Siberian lemming, ranging from the Kanin Peninsula eastward to Bering Strait, northern Kamchatka, and some of the arctic islands, with a disjunct population in southeastern Siberia (southeastern Verkhoiansk Range to Transbaikalia); and the "brown" lemming in North America, including some of the arctic islands. The taxonomic history of *Lemmus* spp. is briefly as follows.

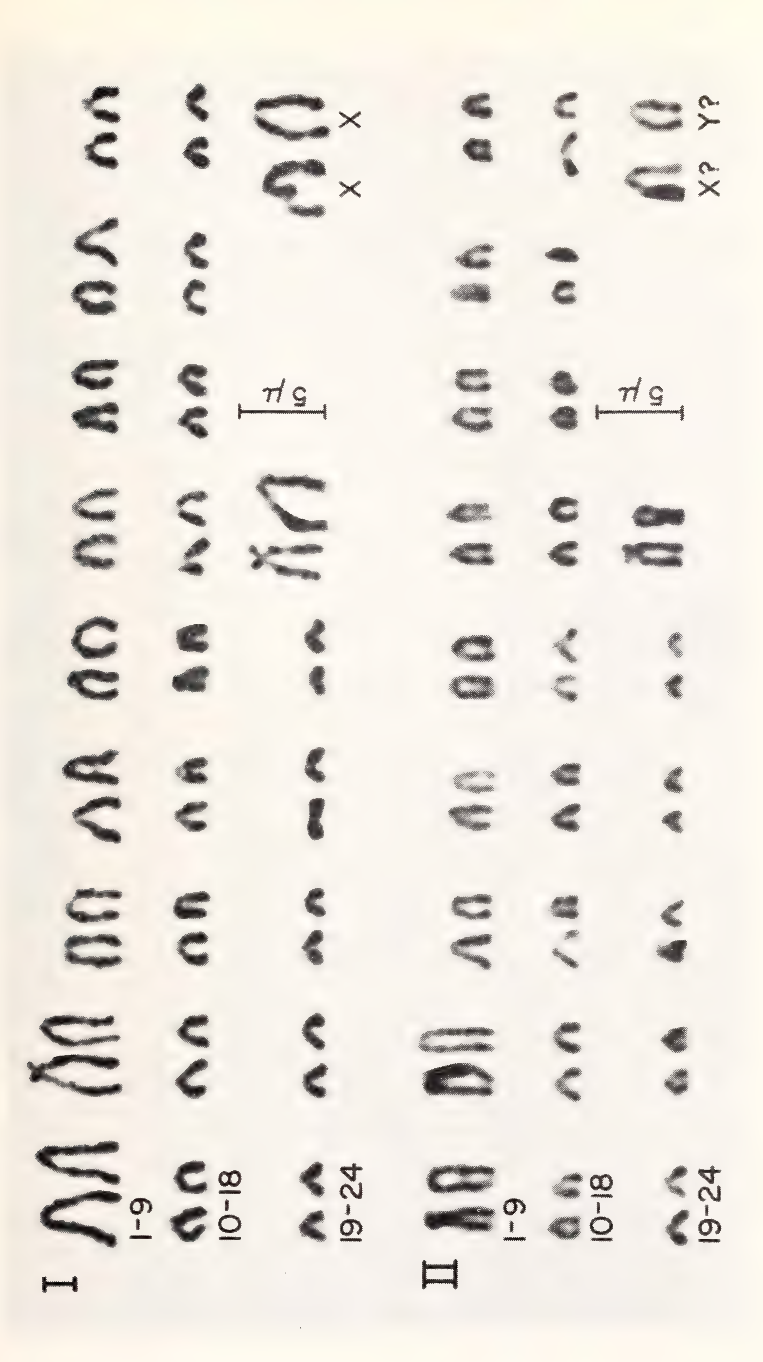


Fig. 11. Karyotypes of hybrid lemmings. I = F1 female from *Lemmus trimucronatus* ♂ x *Lemmus lemmus* ♀, 2n=50. From marrow, orcein stain. II = Male from back-cross of *Lemmus lemmus* ♂ x *(Lemmus trimucronatus* x *Lemmus lemmus)* F1 ♀, 2n=50. From marrow, orcein stain

Ognev (1948) recognized 3 species in Eurasia: *L. lemmus* (Linnaeus, 1758); *L. obensis* (Brants, 1827), with 4 subspecies *[obensis; chrysogaster* (Allen, 1902); *novosibiricus* Vinogradov, 1924; *bungei* Vinogradov, 1925]; and *L. amurensis* Vinogradov, 1924, known at the time from only 4 specimens (Ognev 1948, p. 473). Ellerman (1949) determined that the designation *L. sibiricus* (Kerr, 1792) has priority over *L. obensis* for the form occurring along the lower Ob' River. Two Eurasian species, *L. lemmus* and *L. sibiricus,* were accepted by Ellerman and Morrison-Scott (1951), who recognized 6 subspecies of *sibiricus: sibiricus; amurensis; chrysogaster; kittlitzi* (von Middendorff, 1853); *novosibiricus;* and *ognevi* Vinogradov, 1933. However, they indicated some uncertainty about the status of *amurensis* and *ognevi.* More recently, Gromov (1963) accepted 3 species: *L. lemmus; L. obensis* (= *L. sibiricus),* with 4 subspecies *(obensis, bungei, chrysogaster,* and *novosibiricus);* and *L. amurensis.* Gromov (p. 571) mentioned the presence on Vrangel' Island of an undescribed form, which more recently has been designated *L. sibiricus portenkoi* by Cherniavskii (1967).

On the basis of craniometric data, Sidorowicz (1960) concluded that the Eurasian lemmings of the genus *Lemmus* represent but a single, polytypic species, for which the name *L. lemmus* (Linnaeus, 1758) is applicable. He recognized 3 subspecies: *lemmus,* in Fennoscandia and on the Kola Peninsula; *sibiricus,* elsewhere on the Eurasian continent and on some of the arctic islands; and *novosibiricus,* on the Novosibirsk Islands. Concerning the Amur lemming, Sidorowicz stated (p. 73) that "It may only be assumed that as a relict form it might be considered as a separate subspecies." Variation in cranial characters and body-size in the Siberian lemming was investigated by Krivosheev and Rossolimo (1966), who rejected Sidorowicz' conclusion that *L. lemmus* and *L. sibiricus* are conspecific. They found that the variation in dimensions and proportions of the skull in *L. sibiricus* shows a clinal pattern from north to south, and concluded (p. 15) that cranial characters do not suffice to distinguish taxa at the infraspecific level. However, they recognized 2 subspecies on the basis of pelage-color: *L. s. sibiricus,* distributed from the eastern shores of the White Sea to the Kolyma River, and on Novaia Zemlia, the Novosibirsk Islands, and Vrangel' Island; and *L. s. chrysogaster,* ranging from the valley of the Anadyr and shores of Bering Sea to northern Kamchatka and the northern shores of the Okhotsk Sea. They did not establish the taxonomic status of the Amur lemming but noted its resemblance to small, taiga-inhabiting forms of *L. sibiricus.* More recently, the Amur lemming was desginated *L. sibiricus amurensis* by Krivosheev (in Tavrovskii et al. 1971, p. 287). Seven additional specimens of the Amur lemming were studied by Rubina et al. (1973), who considered that in view of its morphologic and biologic peculiarities and disjunct range, further data were necessary before any categorical assertion could be made about its taxonomic status.

In reference to the North American *L. trimucronatus* (Richardson, 1825), Hinton (1926, p. 209) stated that it exhibits "Essential cranial, dental, and external characters as in *L. obensis.*" Comparison of specimens of *Lemmus* from northeastern Siberia and Alaska convinced Ognev (1948, p. 470) that *L. obensis* is a holarctic species. A similar opinion was expressed by Ellerman and Morrison-Scott (1951), who stated (p. 655) that *L. sibiricus occurs* ". . . variously in Arctic North America". North American forms, including *L. nigripes* (True, 1894), were accordingly considered as subspecies of *L. sibiricus* by Rausch (1953). Hall and Kelson (1959) recognized 2 North American species: *L. nigripes,* on St. George Island, and *L. trimucronatus,* with 7 subspecies *[trimucronatus; helvolus* (Richardson, 1828); *alascensis* Merriam, 1900; *yukonensis* Merriam, 1900; *minusculus* Osgood, 1904; *harroldi* Swarth, 1931; and *subarcticus* Bee and Hall, 1956] on the continent and

various adjacent islands. An eighth subspecies, *L. t. phaiocephalus* Manning and Macpherson, 1958, occurring on Banks and Victoria Islands in the Canadian Arctic Archipelago, was not included by Hall and Kelson (1959).

Large series of skulls of lemmings from Eurasia and northern Alaska were compared by Sidorowicz (1964), who discerned no significant morphological differences. In accordance with his earlier (1960) revision of the palaearctic lemmings, Sidorowicz concluded that *Lemmus* is a monotypic genus, with *L. lemmus* being the applicable name for the holarctic species. He considered that most of the North American subspecies had been distinguished on the basis of characters of doubtful taxonomic validity, and that there were insufficient grounds for their discrimination when the lemmings in Alaska and Siberia did not differ significantly. Sidorowicz (1964) would therefore recognize 3 subspecies of *L. lemmus* in Eurasia, and 2 in North America: *L. l. trimucronatus* and, conditionally until adequate comparative material becomes available, *L. l. nigripes*. Krivosheev and Rossolimo (1966) considered the Siberian lemming to be holarctic and grouped the Alaskan forms on the basis of pelage-color with the northeast-Siberian *L. sibiricus chrysogaster*.

The cytogenetic findings presented above provide some additional criteria for the interpretation of the relationships of taxa in the genus *Lemmus*. The morphologic differences in karyotypes, different fundamental numbers, and sterility of male hybrids indicate that the Fennoscandian and North American lemmings represent different species. Although the cytogenetic characteristics of *L. sibiricus* in Eurasia have not been defined, the apparent absence of other characters that would distinguish the Siberian and Alaskan populations in combination with zoogeographic evidence (see below) supports the conclusion at present that they are conspecific. We are therefore provisionally in agreement with Krivosheev and Rossolimo (1966) in recognizing 2 species, *L. lemmus* and *L. sibiricus*. However, as noted by Rubina et al. (1973), the taxonomic status of the Amur lemming is uncertain.

The lemming on St. George Island, in the Bering Sea, usually has been accorded specific rank by American mammalogists. However, its karyotype appears to be indistinguishable from that of lemmings from northern Alaska, and the crossing of the 2 forms in the laboratory produced progeny that were indefinitely fertile. These findings indicate that the 2 are conspecific. The relatively small auditory bullae (Davis 1944) and the distinctive color-pattern of the lemming on St. George Island would seem to justify its recognition as *L. sibiricus nigripes* (True, 1894).

Of the nominal subspecies of *L. sibiricus* in North America, *trimucronatus* has the most extensive geographic range, including northern Canada from western Yukon Territory east to the shores of Hudson Bay and Southampton Island, and to the north, King William, Prince of Wales, Somerset, and Baffin Islands in the Canadian Arctic Archipelago (Manning and Macpherson 1958; Hall and Kelson 1959; Macpherson and Manning 1959; Manning and Macpherson 1961). The subspecies *phaiocephalus* occurs on Banks and Victoria Islands, to the southwest (Manning and Macpherson 1958). The subspecies *harroldi* is restricted to Nunivak Island, near the southwestern coast of Alaska at lat. 60° N. In addition to *trimucronatus*, 5 subspecies have been distinguished on the continent: *alascensis*, along the central arctic coast of Alaska, south to about lat. 70° N; *subarcticus*, on the remainder of the arctic slope of Alaska and south into the Brooks Range; *yukonensis*, in suitable habitat from the Brooks Range south to the Yukon-Kuskokwim deltas, including the Seward Peninsula and extending into northern Yukon Territory to the east; *minusculus*, in the region along the northern shores of Bristol Bay and on the Alaska Peninsula south at least to Port Heiden (F. H. Fay and R. L. Rausch, unpublished); and *helvolus*, in the mountains of western Canada from southern Yukon Territory

to lower British Columbia (ca. lat. 52° N) (COWAN and GUIGUET 1960). Karyotypes of lemmings representing 3 of the nominal subspecies in Alaska *(alascensis, subarcticus,* and *yukonensis)* appeared to be identical and indistinguishable from that of *nigripes,* although this conclusion concerning *yukonensis* is based on the examination of a single male.

The nominal subspecies of *L. sibiricus* in North America are slightly differentiated, and some are of questionable validity. DAVIS (1944) did not recognize *yukonensis* and considered *minusculus* to be only weakly differentiated from *alascensis.* As in Siberia (KRIVOSHEEV and ROSSOLIMO 1966), lemmings in Alaska seem to show a clinal decrease in size from north to south, *minusculus* being the smallest form on the mainland. However, *harroldi* on Nunivak Island is similar in size to alascensis, occurring in northern Alaska (R. L. RAUSCH, unpublished).

Zoogeography of *Lemmus*

Distributional history

Lemmings indistinguishable from Recent forms in dental and cranial characteristics apparently had an extensive distribution in northern Eurasia by Günz time. Remains identified as *L. lemmus* were found by HELLER (1930) in deposits of Günz II age (KURTÉN 1968, p. 220) in Sackdilling Cave, in the Oberpfalz. The stratigraphic correlation was confirmed by further excavations at the same site (HELLER and BRUNNACKER 1966). GUTHRIE and MATTHEWS (1971) identified remains of *Lemmus* cf. *sibiricus* in deposits of probable pre-Mindel age in western Alaska (Cape Deceit), and SHER (1971, p. 59) reported *Lemmus* cf. *obensis (= sibiricus)* from the early-Pleistocene (not younger than Mindel) Olërsk deposits in the lower Kolyma River region.

The range of the precursor of the Recent species of *Lemmus* was probably divided by a major glacial advance of early Pleistocene time (cf. CHARLESWORTH 1957, fig. 192), which left disjunct populations in western and eastern Eurasia. During subsequent glacial periods, lemmings apparently had a restricted distribution in periglacial tundra in what is now western Europe, as has been pointed out by JÁNOSSY (1961, p. 47): „Es mag hervorgehoben werden, daß die Reste der Berglemminge *(Lemmus)* sowohl im Alt- als auch im Jungpleistozän sich auf die westlichen und nördlichen Teile Mitteleuropas beschränkten und das heutige Gebiet Ungarns nie erreichten." Contraction of range northward during periods of deglaciation would result in the ultimate isolation in northern Fennoscandia of lemmings and other arctic-adapted animals, as is suggested by the pattern of the present distribution of *L. lemmus.* Newer concepts of the patterns of glaciation in northern Europe indicate that survival of lemmings in unglaciated refugia in Fennoscandia was unlikely (LINDROTH 1969).

During glacial periods, lemmings in the east would seem to have been restricted mainly to arctic lowlands from the region of the Lena delta eastward, including suitable habitat in Beringia, since even during Würm time the continental glacier extended to the east over the Taimyr Peninsula and Severnaia Zemlia (CHARLESWORTH 1957, fig. 192). In addition to the glacial barrier, the depth of the sea east of Severnaia Zemlia would prevent the westward dispersal of terrestrial mammals during intervals of maximal lowering of sea-level. The present geographic range of *L. sibiricus* does not include the islands of Severnaia Zemlia. Its occurrence on Novaia Zemlia, to the west, may be attributable to comparatively recent colonization.

Lowering of sea-level by about 100 m below the present would have exposed the broad continental shelf that extends northeastward from the Taimyr Peninsula, with a consequent position of shoreline well to the north of the Novosibirsk Islands and Vrangel' Island (cf. Atlas SSSR 1969, p. 67). Remains of *L. obensis* (= *L. sibiricus)* have been found in late-Pleistocene deposits on Bol'shoi Liakhovsk Island, in the Novosibirsk group (Vangengeim 1961). *L. sibiricus* could have colonized islands in the East Siberian and Chukchi Seas as recently as ca. 20,000—15,000 years ago, during the glacial maximum of Würm time (cf. Hopkins 1972), but its occurrence there probably has been continuous from a much earlier period. Southward dispersal of lemmings in northeastern Siberia occurred relatively early, as indicated by remains in deposits of Riss age in the basin of the Aldan River, south of the Verkhoiansk Range (Vangengeim 1961).

Until recently, the known occurrence of *Lemmus* in eastern Beringia (i. e., east of the present Bering Strait) dated only from late-Pleistocene (Würm) deposits in central Alaska (Repenning et al. 1964; Repenning 1967; Guthrie 1968), and the pattern of the Recent distribution of lemmings in North America was taken by Rausch (1963) to indicate post-glacial dispersal from Beringia. A similar interpretation was made by Macpherson (1965), who also considered the possibility that the montane *L. s. helvolus,* in northwestern Canada, is a post-glacial derivative of a southern (periglacial) population. The recent determination by Guthrie and Matthews (1971) that *Lemmus* cf. *sibiricus* was a component of a cold-adapted Beringian fauna of pre-Mindel age is consistent with evidence for the occurrence of lemmings in northeastern Siberia by at least Mindel time (Sher 1971, p. 61). Considering then that *Lemmus* was present in Beringia since the early Pleistocene, its dispersal from the refugium into North America seems to have been curiously inhibited, as indicated by the lack of relict populations or evidence of its occurrence in periglacial tundra. Since *L. sibiricus* characteristically occupies lowland tundra where grasses and sedges predominate (Sutton and Hamilton 1932; Ognev 1948; Watson 1956; Pitelka 1957), its apparently limited dispersal might have been partly attributable to a lack of suitable habitat as a result of northward shifting of vegetational zones during periods of interglacial warming (cf. Dorf 1959; Hopkins 1972). However, its dispersal also might have been inhibited by the competitive superiority of other arvicoline rodents that occupied the same biotope.

The present distribution of *L. sibiricus* in North America and on adjacent islands beyond the limits of former Beringia appears to have been the consequence of post-Würm dispersal. As pointed out by Macpherson (1965), lemmings on Banks and Victoria Islands might have been derived from a population that survived the last glaciation in a refugium near the western limits of the Canadian Arctic Archipelago (cf. Craig and Fyles 1960). Although the range of *L. s. helvolus* extends farther to the south than does that of other species considered to be post-glacial emigrants from Beringia [e. g., *Ochotona collaris* (Nelson); *Citellus parryi* (Richardson); *Ovis dalli Nelson],* it seems clearly to be the result of post-glacial extension from the north. Within the bounds of the former Beringia, insular populations of *L. sibiricus* are few, possibly again because of the competitive superiority of arvicoline rodents of other species.

Interspecific competition and ecological segregation

In the Canadian Arctic Archipelago, *L. sibiricus* is present on all of the islands that lie south of lat. 75° N, not having succeeded in crossing the relatively wide straits to the north. These islands are occupied also by one other arvicoline rodent, a

varying lemming *(Dicrostonyx),* but the two are usually segregated ecologically (cf. MANNING and MACPHERSON 1961, p. 206). Within the limits of former Beringia, coexisting insular populations of *L. sibiricus* and *Dicrostonyx* are found only on Vrangel' Island (cf. OGNEV 1948, 1950), where also they are ecologically segregated (CHERNIAVSKII 1969).

On St. Lawrence Island, situated farther south, in the Bering Sea, a more diversified mammalian fauna is present. This island remained connected with the North American continent until only about 10,000 years ago (HOPKINS 1972). Three species of arvicoline rodents, not including *L. sibiricus,* occur there, and their ecological segregation is well defined. A varying lemming, *Dicrostonyx exsul* Allen, and a red-backed vole, *Clethrionomys rutilus albiventer* Hall and Gilmore, are restricted respectively to relatively dry alpine tundra and rocky areas on the higher slopes, although their habitats overlap to some extent. A large form of the northern vole, *Microtus oeconomus innuitus* Merriam, occupies the extensive lowland tundra. In the course of observations on this island over a period of more than 20 years, it has been found that neither varying lemmings nor red-backed voles have been numerous, nor has either been found in wet tundra where the northern voles occur. When the northern voles are abundant, they occupy areas at higher elevations. The extensive lowland tundra, supporting predominantly grasses and sedges, is typical of habitat of *L. sibiricus* elsewhere. The vegetation of St. Lawrence Island has been described by YOUNG (1971), and the distribution there of the northern vole has been discussed by FAY (1973).

The only arvicoline rodent present on Nunivak Island, near the western coast of Alaska at lat. 60° N, is *L. sibiricus harroldi* [this island was included within the geographic range of *M. oeconomus* by HALL and KELSON (1959)]. When abundant, lemmings on Nunivak Island occur on uplands in vegetation consisting mainly of mosses and ericaceous plants, as well as in wet lowlands (R. L. RAUSCH, unpublished).

No terrestrial mammals other than *L. sibiricus nigripes* and the arctic fox, *Alopex lagopus* (Linnaeus), are indigenous to St. George Island. When numerous, the lemmings are present everywhere with the exception of areas of volcanic rock grown to lichens (F. H. FAY, personal communication). Situated near the western edge of the continental shelf, the Pribilof Islands were included within Beringia during intervals when sea-level was about 100 m below the present (HOPKINS 1972). St. George Island was partly ice-covered during the penultimate glacial period, and was probably unglaciated during Würm time (HOPKINS and EINARSSON 1966). Bathymetric and other data suggest that during the last 100,000 years, St. George Island was once briefly connected with the mainland between about 20,000 and 16,000 years ago (D. M. HOPKINS, personal communication).

The depauperate faunas of the remaining Beringian islands do not include *Lemmus,* but ecological segregation is well defined wherever 2 arvicoline species coexist. *Microtus abbreviatus,* a divergent form of the Beringian *M. miurus* Osgood, is the only arvicoline rodent on the St. Matthew Islands, which lie tho the north of the Pribilof group. On the largest of these islands, the voles occupied diverse habitats at a time of high numerical density (RAUSCH and RAUSCH 1968). The presence of a nearctic species of flea, *Megabothris groenlandicus* (Wahlgren), characteristically found on *Dicrostonyx* and *Lemmus* (G. P. HOLLAND 1963, and personal communication), suggests that one or both of these rodents once might have occurred on the St. Matthew Islands.

In the eastern Aleutian Islands, near the southwestern reaches of Beringia, there is a progressive decrease in numbers of mammalian species from east to west and, with the possible exception of the red fox, *Vulpes vulpes* (Linnaeus), no indigenous

species occurs on islands that lie west of Umnak. The easternmost island, Unimak, separated from the Alaska Peninsula by the 1.6 km width of Isanotski Strait, has a continental fauna; the faunas of the next two, Akun and Akutan, are incompletely known. Two arvicoline species occur on the fourth island, Unalaska; there, *M. oeconomus unalascensis* Merriam, occupies the extensive lowlands, becoming abundant at intervals, while a varying lemming, *Dicrostonyx unalascensis* Merriam, is presumably restricted to the uplands. This lemming, known from only 2 specimens, seems always to be rare. Another varying lemming, *D. stevensoni* Nelson, is the only small mammal present on Umnak Island, where, at times of high numerical density, it occupies a range of habitats including the lowlands (F. H. Fay, personal communication).

L. sibiricus thus does not coexist with *Microtus* on any of the Beringian islands, and wherever they occur on these islands, voles occupy the characteristic habitat of *Lemmus*. Where 2 or more arvicoline species are present, they are segregated ecologically. Voles of the genus *Microtus* appear to be competitively superior to rodents of the genera *Clethrionomys, Dicrostonyx,* and *Lemmus* under insular conditions.

On the mainland, ecological segregation of arvicoline rodents is not so readily discernible, and interactions among species are more obscure. Two or more species may ostensibly coexist, but major fluctuations in their numbers seem rarely to be synchronous (Pitelka 1957). In Alaska, highest densities of *L. sibiricus* have been recorded in a region of the arctic coastal plain, where a varying lemming, *D. rubricatus* (Richardson), is the one other arvicoline species present. The numbers of varying lemmings seem clearly to vary inversely with numbers of brown lemmings in this region (Pitelka 1973), a pattern consistent in principle with the vertical segregation of the 2 species on the arctic islands.

In the interior of Alaska, *L. sibiricus* is usually found in areas covered by tussock-forming sedges or in moss-heath associations, while *M. oeconomus* typically occupies moist areas around lakes, ponds, and drainages, expanding into other habitat at times of high numerical density. Only once during the past 25 years have we known of synchronous high densities of *L. sibiricus* and *M. oeconomus* in the same area. During the autumn of 1963, when arvicoline rodents were generally abundant in southwestern Alaska, voles and lemmings were present in similar numbers at Ugashik Lake, on the upper Alaska Peninsula, in the dense mat of mosses and ericaceous plants covering low slopes. On the assumption that individuals of the dominant species would exhibit fewer wounds resulting from possible interspecific strife, the perforations visible on the inside of the skin were counted of all animals trapped at one locality (117 voles; 78 lemmings). The ratio of wounded to non-wounded lemmings (4:1) was higher than that in voles (1:3); moreover, the average number of wounds per lemming was approximately twice that in the voles (F. H. Fay and R. L. Rausch, unpublished). These findings indicate that *M. oeconomus* was dominant in the association with *L. sibiricus.*

Discussion

The geographic distribution of *Lemmus* would seem to have been continuous in the arctic lowlands of northeastern Siberia and Beringia during glacial periods. Conversely, that of some arctic-montane species of mammals was discontinuous, permitting chromosomal evolution to occur, with consequent formation of species-pairs whose ranges are now separated by Bering Strait [e. g., *Microtus gregalis* (Pallas) and *M. miurus; Ovis nivicola* Eschscholtz and *O. dalli*]. As noted by Guthrie and

MATTHEWS (1971), the dentition of *Lemmus* cf. *sibiricus* attained a high degree of complexity early in Pleistocene time, and no subsequent change is discernible. They remarked (p. 506) that the lack of change in dentition "... probably means that the specialized habitat which *Lemmus* occupies was constantly available even while the regional character of treeless northern environments was changing." The hypothesis that the distribution of *L. sibiricus* was continuous and that the species is holarctic, is supported also by the presence of a host-specific cestode, *Paranoplocephala lemmi* Rausch, 1952, in lemmings on both sides of Bering Strait (cf. GUBANOV and FEDOROV 1970).

From the information available, we consider that the genus *Lemmus* includes 2 species, *L. lemmus* and *L. sibiricus*, that appear to be indistinguishable by cranial and dental characters. The high degree of such phenotypic uniformity in these lemmings seems to have been maintained by homeostatic mechanisms since the early Pleistocene, when their precursor already had become adapted to a distinctive habitat.

Assuming that the biotope occupied by *L. sibiricus* has remained essentially constant since early Pleistocene time, as has been postulated, selective pressures would seem to have been minimal. The probability of chromosomal evolution might have been greater in the western (European) population, in response to adaptive pressures associated with the successive latitudinal shifts in range that have occurred as a result of glacial advances and recessions since at least Günz time. If the karyotype of *L. sibiricus* more closely resembles that of the precursor of *Lemmus* spp., chromosomal change leading to the karyotype of *L. lemmus* would have involved the deletion and loss of 2 arms of the metacentric-subtelocentric pair, loss of the minute arms of the acrocentric-subtelocentric pair, and possible deletion and loss of material in the Y-chromosome. In *L. sibiricus*, the polymorphism exhibited by one pair may be the result of a relatively recent modification.

Acknowledgements

Lemmings from Point Barrow were obtained through the courtesy of the Naval Arctic Research Laboratory, Office of Naval Research, from which logistic support was also received during several years. Both information and specimens were provided by Dr. F. A. PITELKA, Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley. At Barrow, Mr. ALFRED HOPSON arranged for the collection of numerous specimens. Mammals were collected at Beaufort Lagoon, in the Arctic Wildlife Range, with logistic support arranged by Mr. A. S. THAYER, Division of Wildlife Refuges, U. S. Fish and Wildlife Service, Fairbanks. Lemmings from the Seward Peninsula were provided by Mr. J. J. BURNS, Alaska Department of Fish and Game, Fairbanks, and from Point Hope by Dr. CHRISTINE HELLER, Arctic Health Research Center. A series of animals from Sweden was sent by Dr. CHARLOTTE HOLMQUIST and Dr. U. BERGSTRÖM, Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm, and stock from Norway was made available by Dr. P. R. MORRISON and Dr. ELEANOR VIERECK, Institute of Arctic Biology, University of Alaska, Fairbanks. The specimens from St. George Island were provided by Dr. V. B. SCHEFFER, U. S. Fish and Wildlife Service, Seattle. At the Arctic Health Research Center, the colonies were managed by Mrs. ELDORACE STEWART, Mr. D. W. HARTBAUER, and Mr. C. D. RHODES. The success in establishing the colonies was in large measure due to the deep interest and devoted efforts of Mrs. STEWART, whose work over nearly a decade also permitted establishment of the colony of hairless mutants. Dr. C. F. NADLER, Medical School, Northwestern University, Chicago, made recommendations concerning methods of G-banding. Consultation on some of the microscopic findings was provided by Dr. R. W. VAN PELT, Institute of Arctic Biology, and by Dr. F. H. FAY and Dr. J. W. LINDSAY at the Center. Dr. FAY also permitted use of unpublished data and critically read the manuscript. At the Center as well, Dr. F. S. L. WILLIAMSON contributed during several years to the field and laboratory investigations, Mr. G. C. KELLEY prepared the photographs, and Mr. B. E. HUNTLEY and Mr. L. G. MILLER provided bacteriological assistance. The paper by HÖGSTRÖM was kindly translated by Prof. ERIC HULTÉN, Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm. We express sincere thanks for these many contributions.

Summary

Chromosomal characteristics were defined for lemmings of the genus *Lemmus* Link, 1795: *L. lemmus* (Linnaeus, 1758) (Norway); *L. trimucronatus* (Richardson, 1825) (Alaska); *L. nigripes* (True, 1894) (Pribilof Islands); and progeny from crosses and back-crosses. *L. lemmus* (2n = 50; NF = 50) has 24 pairs of acrocentric autosomes; the North American lemmings (2n = 50; NF = 52) have 23 pairs of acrocentric and one pair of metacentric-subtelocentric autosomes. The Y-chromosomes differed morphologically and in pattern of G-bands. The crossing of *L. lemmus* with North American lemmings resulted in many F_1 progeny, of which the males were sterile. These findings confirm that *L. lemmus* and *L. trimucronatus* (including *L. nigripes)* are distinct species. Palaeontologic and zoogeographic evidence indicates that the geographic range of *Lemmus* was divided by a glacial advance of early Pleistocene time, with isolation of a population in central Europe and another in Siberia. Since the eastern population had an apparently continuous distribution in arctic lowlands of Siberia and Beringia during glacial periods, it is provisionally (until Siberian specimens can be investigated cytogenetically) agreed with Krivosheev and Rossolimo (1966) that *L. trimucronatus* is conspecific with the Eurasian *L. sibiricus* (Kerr, 1972). The probability of chromosomal evolution would seem to have been greater in the western (European) population of *Lemmus,* in response to adaptive pressures associated with latitudinal shifts in range caused by successive glacial advances and recessions. The characteristics of lemmings reared under laboratory conditions are briefly described.

Zusammenfassung

Taxonomie und Zoogeographie von Lemmus spp. (Rodentia: Arvicolinae), mit Beobachtungen an Lemmingen als Zuchttiere

Die Chromosomen-Merkmale von Lemmingen der Gattung *Lemmus* Link, 1795 wurden beschrieben: *L. lemmus* (Linnaeus, 1758) (Norwegen); *L. trimucronatus* (Richardson, 1825), einschließlich 3 Unterarten (Alaska); *L. nigripes* (True, 1894) (Pribilof Inseln); und Nachkommen aus verschiedenen Kreuzungen und Rückkreuzungen. Der Karyotypus von *L. lemmus* (2n = 50; NF = 50) besteht aus akrocentrischen Chromosomen, während der Chromosomensatz der nordamerikanischen Formen (2n = 50; NF = 52) ein Paar meta- subtelocentrische Autosomen enthält. Die Y-Chromosomen unterscheiden sich morphologisch und durch verschiedene G-Bandmuster voneinander. Die aus Kreuzungen resultierenden Nachkommen hatten eine Chromosomenzahl, die mit der der beiden Ausgangsformen identisch ist. Die weiblichen Bastarde waren fertil bei Rückkreuzungen mit Männchen beider Ausgangsarten; die Männchen der F_1-Generation hingegen waren steril. Auf Grund der vorliegenden Ergebnisse gelten *L. lemmus* und *L. trimucronatus* (einschließlich *L. nigripes)* als verschiedene Arten. Paläontologische und zoogeographische Angaben sprechen dafür, daß *Lemmus* schon während des Altpleistozäns seine Anpassung an die arktischen Lebensbedingungen vollzogen hatte, und daß das ursprüngliche Verbreitungsgebiet durch eine altpleistozäne Vereisung getrennt wurde, wodurch Populationen im Westen (Mitteleuropa) und im Osten (Sibirien) isoliert wurden. Die im Osten vorkommende Form von *Lemmus* hatte während der Glazial-Phasen anscheinend eine ununterbrochene Verbreitung in den ebenen Tundragebieten Ostsibiriens einschließlich Beringia. Bis auf weiteres wird mit Krivosheev und Rossolimo (1966) angenommen, daß *L. trimucronatus* mit dem paläarktischen *L. sibiricus* (Kerr, 1792) identisch ist. Da *L. lemmus* an den arktischen Klimabereich gebunden war, und dessen räumliche Schwankungen im Laufe des Pleistozäns mitgemacht haben dürfte, wurde bei dieser Art Karyotypenevolution wahrscheinlich durch erheblich größere Anpassungsbedürfnisse gefördert als bei *L. sibiricus* im Osten. Die biologischen Merkmale der Lemminge im Laboratorium wurden kurz besprochen.

References

Charlesworth, J. K. (1957): The Quaternary Era with Special Reference to its Glaciation. Vol. 2. London: Edward Arnold.

Cherniavskii, F. B. (1967): Novye dannye o geograficheskoi izmenchivosti sibirskogo lemminga (*Lemmus sibiricus* Kerr) v predelakh palearktiki. Zool Zhur. **46,** 1865—1867.

— (1969): Ekologicheskie nabliudeniia nad sibirskim *(Lemmus sibiricus)* i kopytnym *(Dicrostonyx torquatus)* lemmingami na ostrova vrangelia. Zool. Zhur **48,** 752—756.

Conger, A. D.; Fairchild, L. M. (1953): A quick-freeze method for making smear slides permanent. Stain Technol. **28,** 281—283.

Cowan, I. McT.; Guiguet, C. J. (1960): The Mammals of British Columbia. Handb. **11**, British Columbia Prov. Mus. Victoria: McDiarmid.
Craig, B. G.; Fyles, J. G. (1960): Pleistocene Geology of Arctic Canada. Geol. Survey Can. Paper 60—10.
Davis, W. B. (1944): Geographic variation in brown lemmings (Genus *Lemmus*). Murrelet **25**, 19—25.
deKock, L. L. (1966): Breeding lemmings *Lemmus lemmus* for exhibition. pp. 164—165, In Caroline Jarvis (Ed.): The International Zoo Yearbook **6**, Zool. Soc. London.
Dorf, E. (1959): Climatic changes of the past and present. Contrib. Mus. Paleontol., Univ. Michigan **13**, 181—210.
Ellerman, J. R. (1949): On the prior name for the Siberian lemming and the genotype of *Glis* Erxleben. Ann. Mag. nat. Hist. 12th Ser. **2**, 893—894.
Ellerman, J. R.; Morrison-Scott, T. C. S. (1951): Checklist of Palaearctic and Indian Mammals 1758—1946. London: British Museum (Nat. Hist.).
Fay, F. H. (1973): The ecology of *Echinococcus multilocularis* Leuckart, 1863 (Cestoda: Taeniidae) on St. Lawrence Island, Alaska. I. Background and rationale. Ann. Parasit. Hum. Comp. **48**, 523—542.
Festing, M. F. W.; Wright, M. K. (1972): New semi-dominant mutation in the Syrian hamster. Nature **236**, 81—82.
Frank, F. (1962): Zur Biologie des Berglemmings, *Lemmus lemmus* (L.). Ein Beitrag zum Lemming-Problem. Z. Morphol. Ökol. Tiere **51**, 87—164.
— (1962a): Mutation "hairless" bei der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas). Z. Säugetierkunde **27**, 61—63.
Gromov, I. M. (1963): Rodentia. In I. I. Sokolov (Ed.): Mlekopitaiushchie Fauny SSSR. Pt. 1, pp. 244—638. Moskva-Leningrad: Akad. Nauk SSSR.
Gubanov, N. M.; Fedorov, K. P. (1970): Fauna gel'mintov myshevidnykh gryzunov Iakutii. In A. I. Cherepanov (Ed.): Fauna Sibiri. pp. 18—47. Sibirsk. Otdel. Akad. Nauk SSSR. Novosibirsk: Nauka.
Guthrie, R. D. (1968): Paleoecology of a late Pleistocene small mammal community from interior Alaska. Arctic **21**, 223—244.
Guthrie, R. D.; Matthews, J. V. (Jr.) (1971): The Cape Deceit fauna — Early Pleistocene mammalian assemblage from the Alaskan Arctic. Quat. Res. **1**, 474—510.
Hall, E. R.; Kelson, K. R. (1959): The Mammals of North America. **2.** New York: Ronald Press.
Heller, F. (1930): Eine Forest-bed-Fauna aus der Sackdillinger Höhle (Oberpfalz). Neues Jahrb. Mineral., Geol., Palaeontol. **83**, 247—298.
Heller, F.; Brunnacker, K. (1966): Halsbandlemming-Reste aus einer oberen Mittelterrasse des Rheins bei Niederaussem. Eiszeitalt. u. Gegenw. **17**, 97—112.
Hinton, M. A. (1926): Monograph of the Voles and Lemmings (Microtinae) Living and Extinct. **1.** London: British Museum (Nat. Hist.).
Högström, P. (1749): Anmärkning öfver de djuren, som säjas komma ned utur skyarne i Norrige. 1. Ser., Roy. Swed. Acad. Sci. **10**, 14—23.
Holland, G. P. (1963): Faunal affinities of the fleas (Siphonaptera) of Alaska with an annotated list of species. In J. L. Gressitt (Ed.): Pacific Basin Biogeography. pp. 45—63. Honolulu: Bishop Museum Press.
Hopkins, D. M. (1972): The paleogeography and climatic history of Beringia during late Cenozoic time. Inter-Nord No. **12**, 121—150.
Hopkins, D. M.; Einarsson, T. (1966): Pleistocene glaciation on St. George, Pribilof Islands. Science **152**, 343—344.
Jánossy, D. (1961): Die Entwicklung der Kleinsäugerfauna Europas im Pleistozän (Insectivora, Rodentia, Lagomorpha). Z. Säugetierkunde **26**, 40—50.
Kalela, O. (1961): Seasonal change of habitat in the Norwegian lemming *Lemmus lemmus* (L.). Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A, IV, Biologica. **55**, 1—75.
Krebs, C. J. (1964): The lemming cycle at Baker Lake, Northwest Territories, during 1959—62. Arctic Inst. North Amer., Tech. Paper 15.
Krivosheev, V. G.; Rossolimo, O. L. (1966): Vnutrividovaia izmenchivost' i sistematika sibirskogo lemminga (*Lemmus sibiricus* Kerr, 1792) palearktiki. Biull. Moskov. O-va Isp. Prirody, Otdel. Biologii **71**, 5—17.
Kurtén, B. (1968): Pleistocene Mammals of Europe. London: Weidenfeld and Nicolson.
Lindroth, C. H. (1969): The theory of glacial refugia in Scandinavia. Comments on present opinions. Notulae Entomol. **49**, 178—192.
Macpherson, A. H. (1965): The origin of diversity in mammals of the Canadian arctic tundra. Syst. Zool. **14**, 153—173.

Macpherson, A. H.; Gibson, M. A. (1965): The structure and function of the cheek pads of the brown lemming, *Lemmus sibiricus (trimucronatus)* (Kerr). Can. J. Zool. **43**, 613—617.
Macpherson, A. H.; Manning, T. H. (1959): The Birds and Mammals of Adelaide Peninsula, N. W. T. Nat. Mus. Canada, Bull. 161.
Manning, T. H.; Macpherson, A. H. (1958): The Mammals of Banks Island. Arctic Inst. North Amer., Tech. Paper 2.
— (1961): A biological investigation of Prince of Wales Island, N. W. T. Trans. Roy. Can. Inst. 33, pt. 2, 116—239.
Marcström, V. (1966): On the reproduction of the Norwegian lemming *Lemmus lemmus* L. Viltrevy **4**, 311—342.
Masoro, E. J. (1966): Effect of cold on metabolic use of lipids. Phys. Rev. **46**, 67—101.
Matthey, R. (1957): Cytologie comparée, systématique et phylogénie des Microtinae (Rodentia - Muridae). R. suisse Zool. **64**, 39—71.
Mullen, D. A. (1968): Reproduction in brown lemmings *(Lemmus trimucronatus)* and its relevance to their cycle of abundance. Univ. Cal. Publ. Zool. **85**, 1—24.
Nadler, C. F.; Block, M. H. (1962): The chromosomes of some North American chipmunks (Sciuridae) belonging to the genera *Tamias* and *Eutamias*. Chromosoma (Berl.) **13**, 1—15.
Ognev, S. I. (1948): Zveri SSSR i Prilezhashchikh Stran. 6: Gryzuny. Moskva-Leningrad: Akad. Nauk SSSR.
— (1950): Zveri SSSR i Prilezhashchikh Stran. **7**: Gryzuny. Moskva-Leningrad: Akad. Nauk SSSR.
Ohbayashi, M. (1971): Mucormycosis in laboratory-reared rodents. J. Wildl. Dis. **7**, 59—62.
Pitelka, F. A. (1957): Some aspects of population structure in the short-term cycle of the brown lemming in northern Alaska. Cold Spring Harbor Symposia on Quant. Biol. **22**, 237—251.
— (1973): Cyclic pattern in lemming populations near Barrow, Alaska. In M. E. Britton (Ed.): Alaskan Arctic Tundra. pp. 199—215. Arctic Inst. North Amer., Tech. Paper 25.
Rausch, R. L. (1953): On the status of some arctic mammals. Arctic **6**, 91—148.
— (1963): A review of the distribution of holarctic Recent mammals. In J. L. Gressitt (Ed.): Pacific Basin Biogeography. pp. 29—43. Honolulu: Bishop Museum Press.
Rausch, R. L.; Rausch, V. R. (1968): On the biology and systematic position of *Microtus abbreviatus* Miller, a vole endemic to the St. Matthew Islands, Bering Sea. Z. Säugetierkunde **33**, 65—99.
Repenning, C. A. (1967): Palearctic-nearctic mammalian dispersal in the late Cenozoic. In D. M. Hopkins (Ed.): The Bering Land Bridge. pp. 288—311. Stanford: Stanford Univ. Press.
Repenning, C. A.; Hopkins, D. M.; Rubin, M. (1964): Tundra rodents in a late Pleistocene fauna from the Tofty placer district, central Alaska. Arctic **17**, 176—197.
Rubina, M. A.; Uspenskii, I. V.; Kulikov, A. A. (1973): Novye dannye ob amurskom lemminge *Lemmus amurensis* Vinogr., 1924. In V. L. Kontrimavichus (Ed.): Biologicheskie Problemy Severa. **2**, pp. 77—80. Magadan: Akad. Nauk SSSR.
Schaffer, J. (1940): Die Hautdrüsenorgane der Säugetiere mit besonderer Berücksichtigung ihres histologischen Aufbaues und Bemerkungen über die Proktodäaldrüsen. Berlin und Wien: Urban & Schwarzenberg.
Seabright, M. (1972): The use of proteolytic enzymes for the mapping of structural rearrangements in the chromosomes of man. Chromosoma (Berl.) **36**, 204—210.
Sher, A. V. (1971): Mlekopitaiushchie i Stratigrafiia Pleistotsena Krainego Severo-vostoka SSSR i Severnoi Ameriki. Moskva: Akad. Nauk SSSR. Nauka.
Sidorowicz, J. (1960): Problems of the morphology and zoogeography of representatives of the Genus *Lemmus* Link 1795 from the Palaearctic. Acta Theriol. **4**, 53—80.
— (1964): Comparison of the morphology of representatives of the genus *Lemmus* Link, 1795 from Alaska and the Palaearctic. Acta Theriol. **8**, 217—226.
Spannhof, L. (1959): Histochemische Untersuchungen zur Sterilität bei männlichen Säugerbastarden (Artkreuzung der Rötelmäuse *Clethrionomys glareolus* x *Cl. rutilus).* Zool. Anz. Suppl. **23**, 99—107.
Sutton, G. M.; Hamilton, W. J. (Jr.) (1932): The exploration of Southampton Island, Hudson Bay. **2**: Zoology. Sect. 1: The mammals of Southampton Island. Mem. Carnegie Mus. **12**, 1—111.
Tavrovskii, V. A.; Egorov, O. V.; Krivosheev, V. G.; Popov, M. V.; Labutin, Iu. V. (1971): Mlekopitaiushchie Iakutii. Moskva: Akad. Nauk SSSR. Nauka.
Vangengeim, E. A. (1961): Paleontologicheskoe Obosnovanie Stratigrafii Antropogenovykh Otlozhenii Severa Vostochnoi Sibiri (po Fauna Mlekopitaiushchikh). Trudy Geol. Inst. 48. Moskva: Akad. Nauk SSSR.

WALLIN, L. (1967): The dorsal skin gland of the Norwegian lemming, *Lemmus l. lemmus* (L.). Z. Morphol. Ökol. Tiere **59**, 83—90.
WATSON, A. (1956): Ecological notes on the lemmings *Lemmus trimucronatus* and *Dicrostonyx groenlandicus* in Baffin Island. J. Anim. Ecol. **25**, 289—302.
WELSHONS, W. J.; GIBSON, B. H.; SCANDLYN, B. J. (1962): Slide processing for the examination of male mammalian meiotic chromosomes. Stain Tech. **37**, 1—5.
WILDHAGEN, A. (1953): On the reproduction of voles and lemming in Norway. Statens Viltundersøkelser, Oslo.
YOUNG, S. B. (1971): The vascular flora of St. Lawrence Island with special reference to floristic zonation in the arctic regions. Contrib. Gray Herb. Harvard Univ. No. 201.
ZIMMERMANN, K. (1965): Art-Hybriden bei Rötelmäusen. Z. Säugetierkunde **30**, 315—320.

Authors' address: Dr. R. L. RAUSCH and V. R. RAUSCH, Arctic Health Research Center, Center for Disease Control, Public Health Service, U.S. Dept. of HEW, Fairbanks, Alaska 99701

Extreme Varianten des M1 der Feldmaus *(Microtus arvalis* Pallas) in Ungarn

II.

Von D. JÁNOSSY und E. SCHMIDT

Eingang des Ms. 24. 6. 1974

In einer früheren Arbeit berichteten wir bereits über einige besondere Varianten der ersten unteren Molaren (M1) an aus ungarischen Gewöllen stammenden Feldmausmandibeln (JÁNOSSY und SCHMIDT 1960). Hier sollen weitere Extremmuster dargestellt werden, die wir unter 2256 ersten Unterkiefermolaren aus Ungarn gefunden haben. Das Material stammt von verschiedenen, das Land annähernd gleichmäßig bedeckenden Orten (Tabelle).

Die für *Microtus gregalis* typische Ausprägung (Abb. 4) fanden wir je einmal in Szászberek und Karcag, zweimal in Kamond. Bereits 1960 hatten wir 3 solche Zähne unter 1180 festgestellt.

Vereinzelt erinnern die Paraconid-Kappen an die Verhältnisse bei *Pitymys* wie bei dem in Abb. 6 gezeigten Stück von Bácsalmás. Natürlich fehlt der *Pitymys*-Rhombus.

In dem Material von Tornyosnémeti entdeckten wir ein zweites Exemplar mit dem für *Phaiomys* charakteristischen M1-Muster (Abb. 1).

Je ein Stück, das an *Microtus nivalis* oder *M. oeconomus* erinnert, fanden wir in Hódmezővásárhely, Perbál und Kamond (Abb. 5).

An *Lagurus lagurus* gemahnt ein M1 von Csömör (Abb. 2). Natürlich hat der zu-

Z. Säugetierkunde 40 (1975) 34—36

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

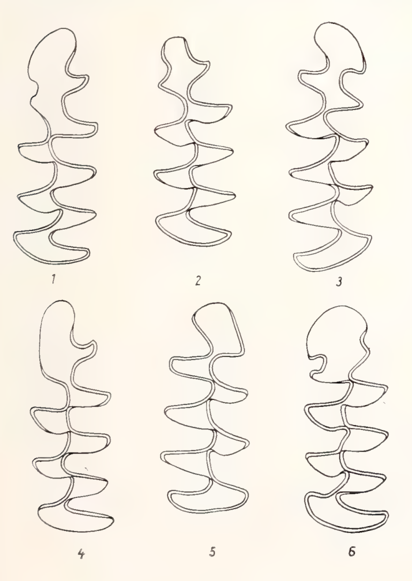
Liste der Fundstellen mit der Zahl der untersuchten Stücke von Mandibeln der Feldmaus *(Microtus arvalis)*

Fundstelle	Zahl
1. Gewölle der Schleiereule *(Tyto alba)*	
Bácsalmás, Kom. Bács-Kiskun	8 Stück
Hódmezővásárhely, Kom. Csongrád	92 Stück
Kamond, Kom. Vas	525 Stück
Karcag, Kom. Szolnok	117 Stück
Kőszeg, Kom. Vas	124 Stück
Tornyosnémeti, Kom. Zemplén	163 Stück
Insgesamt	1029 Stück
2. Gewölle der Waldohreule *(Asio otus)*	
Csömör, Kom. Pest	169 Stück
Gödöllő, Kom. Békés	62 Stück
Gyula, Kom. Békés	236 Stück
Jánoshida, Kom. Szolnok	138 Stück
Kőszeg, Kom. Vas	181 Stück
Kunpeszér, Kom. Bács-Kiskun	165 Stück
Perbál, Kom. Pest	118 Stück
Szászberek, Kom. Szolnok	158 Stück
Insgesamt	1227 Stück

gehörige M_3 die für *Microtus* charakteristische Form, und die Einbuchtungen des M_1 enthalten Zement.

Ein Stück von Gödöllő zeigt oberflächliche Ähnlichkeit mit *Clethrionomys* (Abb. 3).

Wieweit Mutationen, wieweit pathologische Modifikationen vorliegen, kann nicht beurteilt werden. Das seltene Auftreten von Mustern, die für andere Arten typisch sind, sollte allerdings bei der Bewertung von Streufunden von Eulengewöllen sowie von subfossilen und fossilen Einzelfunden zur Vorsicht mahnen.



Zusammenfassung

Im reichen ungarischen Eulengewöllmaterial wurden unter den Mandibeln der Feldmaus (*Microtus arvalis* Pallas) in einigen Promillen einige bemerkenswerte Varianten gefunden, die *Microtus gregalis, Pitymys,* „nivaloiden" und „ratticepoiden" Formen, *Phaiomys, Lagurus* sowie *Clethrionomys* ähneln. Diese sollen bei Beurteilung von vereinzelten Gewöllfunden sowie im subfossilen und fossilen Material zur Vorsicht mahnen.

Abb. 1—6. Extremvarianten des M_1 ungarischer *Microtus arvalis,* die der Normalausprägung verschiedener anderer Microtinen ähneln. Fundstellen: 1. von Tornyosnémeti, 2. von Csömör, 3. von Gödöllő, 4. von Kamond, 5. von Hódmezővásárhely, 6: von Bácsalmás; weitere Einzelheiten siehe Text.

Summary

Extreme variants of the M_1 of the Common Vole (Microtus arvalis Pallas) in Hungary. II.

There were found in some per milles in the very rich material of the Common Vole originating from owl pellets from Hungary some dental mutations which gain the impression of *Microtus gregalis, Pitymys,* "nivaloid" or "ratticepoid" forms, *Phaiomys, Lagurus* as well as *Clethrionomys.* Such variants caution in the case of fragmental owl pellet founds or subfossil and fossil material.

Literatur

JÁNOSSY, D.; SCHMIDT, E. (1960): Extreme Varianten des M1 der Feldmaus (*Microtus arvalis* Pallas) in Ungarn. Vertebr. Hung., Budapest 2, 137—142.

Anschriften der Verfasser: Prof. Dr. DÉNES JÁNOSSY, Természettudományi Muzeum, Föld- és Őslénytár, 1088 Budapest, Muzeum krt. 14—16; EGON SCHMIDT, Madártani Intézet, 1121 Budapest, Költő u. 21, Ungarn.

Vergleichende Untersuchungen über die Manipulier- und Lernfähigkeiten von Waschbären *(Procyon lotor)* und Krabbenwaschbären *(Procyon cancrivorus cancrivorus)*

Von R. LÖHMER

Aus dem Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule Hannover

Eingang des Ms. 11. 7. 1974

Einleitung

Ziel dieser Arbeit ist es, die Manipulierfähigkeit von Waschbären und Krabbenwaschbären miteinander zu vergleichen und mögliche Unterschiede in bezug auf das Verhalten und die Hirnleistungen beider Arten herauszustellen.

Die Arbeit ist Teil einer vergleichenden ethologischen und sinnesphysiologischen Untersuchung an Waschbären und Krabbenwaschbären, die aufgrund der beträchtlichen Hirngrößenunterschiede zwischen diesen beiden Neuwelt-Kleinbären durchgeführt wurde (LÖHMER 1973). Die Krabbenwaschbären aus dem südlichen Verbreitungsgebiet (Unterart: *Procyon cancrivorus nigripes)* besitzen bei annähernd gleichem Körpergewicht ein um 1/3 größeres Hirn als die Waschbären (RÖHRS mdl.; KLATT 1928). Zwischen Hirngewicht und Körpergröße bestehen innerhalb nahe verwandter Formen feste, regelhafte Beziehungen. Abweichungen von diesen Hirn-Körpergewichtsverhältnissen lassen Unterschiede hinsichtlich der Lebensäußerungen erwarten (RÖHRS 1959). Sie sollten in dieser Arbeit herausgestellt werden.

Z. Säugetierkunde 40 (1975) 36—49

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Für die Untersuchungen standen Waschbären der mitteleuropäischen Population und Krabbenwaschbären aus Surinam (Unterart: *Procyon cancrivorus cancrivorus)* zur Verfügung. Fehlende Hinweise auf wesentliche Unterschiede im Verhalten beider Arten führten zu einer Überprüfung der Hirn-Körpergewichtsverhältnisse. Dabei stellte sich heraus, daß die Unterart *P. c. cancrivorus* nicht über das große Hirn der Unterart *P. c. nigripes* verfügt. Das Hirngewicht lag nur unwesentlich über dem der Waschbären. Mit diesem unerwarteten Ergebnis wurden bisher nicht bekannte intraspezifische Hirngrößenunterschiede bei den Krabbenwaschbären aufgedeckt, die die gültige Systematik der Gattung *Procyon* Storr, 1780, in Frage stellen. Eine Klärung der Verwandtschaftsbeziehungen konnte anhand der ethologischen und sinnesphysiologischen Studien nicht erfolgen, da es nicht gelang, die „großhirnigen" Krabbenwaschbären in die laufenden Untersuchungen mit einzubeziehen. Alle Aussagen über das Verhalten der Krabbenwaschbären mußten daher auf die Unterart *P. c. cancrivorus* beschränkt bleiben.

Das Lösen von Kistenverschlüssen ist bei verschiedenen Säugetieren, vor allem aber bei Primaten überprüft worden. Von den Procyoniden wurden bisher Wickelbären und Waschbären untersucht. Ein Wickelbär lernte an einer Apparatur neun verschiedene Manipulationen auszuführen, die er nach 172 versuchsfreien Tagen noch sicher beherrschte (Rensch und Dücker 1968). In den Untersuchungen von Cole (1907) wurden vier junge Waschbären mit 21 verschiedenen Kisten konfrontiert. Die Tiere mußten bis zu sieben Verschlüsse (Box 13) lösen, um sich zu befreien. Auch hier wurde die Gedächtnisleistung nach einer längeren Pause (147 Tage) bei drei Tieren überprüft mit dem Ergebnis, daß nur noch ein Waschbär alle Verschlüsse zu öffnen vermochte. Die Waschbären von Davis (1907) mußten an einer Kiste maximal zehn Hindernisse beseitigen, um an eine Futterbelohnung im Innern zu gelangen. Davis brachte die Verschlüsse zunächst einzeln an der Kiste an. Später kombinierte er vier von ihnen so miteinander, daß sie nur in einer bestimmten Reihenfolge zu öffnen waren. Die Tiere erlernten die Aufgaben sehr schnell. Nach einer Pause von 286 Tagen zeigten sie deutliche Unsicherheiten beim Lösen der Verschlüsse. Sie erlangten aber nach wenigen Versuchen die alte Sicherheit zurück. Kitzmiller (1934) wies für Waschbären eine außerordentliche Gedächtnisleistung nach. Seine Tiere konnten sich nach jeweils einjährigen Pausen in wenigen Sekunden aus einer Kiste befreien. McDougall und McDougall (1931) untersuchten die Manipulierfähigkeit eines Waschbären und stellten fest, daß das Tier bis zu 24 Holzriegel öffnen konnte, die in einer bestimmten Reihenfolge nacheinander zu lösen waren.

Diese Befunde bestätigen, daß Procyoniden im Öffnen von Verschlüssen und im Speichern von Manipulationen außerordentlich leistungsfähig sind. Sie erreichen durchaus die Leistungen niederer Primaten (Rensch und Dücker 1968).

Material

Für die Untersuchungen über die Manipulierfähigkeit standen vier Krabbenwaschbären (Unterart: *P. c. cancrivorus)* und drei Waschbären (mitteleuropäische Population) zur Verfügung. Verschiedene Angaben zu den Tieren wie Alter, Herkunft und Anzahl der Versuchstage und Einzelexperimente sind in Tab. 1 zusammengestellt. Die Tiere wurden einzeln in kleineren Boxen gehalten. Ich versorgte sie selbst, so daß sie sich mir gegenüber sehr vertraut verhielten.

Bei der Planung der Versuchskiste hielt ich mich bewußt an das Muster von Rensch und Dücker (1968), die mit einem Wickelbären an einer ähnlichen Apparatur gearbeitet haben. Dadurch wollte ich den Vergleich meiner Ergebnisse mit denen des Wickelbären ermöglichen. Die Kiste (Abb. 1) war auf einem Tisch ($110 \times 175 \times 105$ cm) festgeschraubt. Aufbau und Anordnung der Verschlüsse und Hindernisse werden bei der Darstellung des Versuchsablaufes

Tabelle 1

Angaben zu den Versuchstieren

Name	Alter (in Jahren)	Herkunft	Vers. Tage	Einzel-experimente
Krabbenwaschbären				
Anna	ca. 5 3/4	Gefangenschaft	55	923
Dagmar	1 2/3	„	55	898
Daisy	1 2/3	„	56	848
Dietke	1 1/2	„	54	721
Waschbären				
Archi	1 3/4	„	51	830
August	ca. 1 3/4	Wildfang	55	981
Anke	ca. 1 3/4	„	55	752

näher beschrieben. Alle Experimente wurden in einem Versuchsraum durchgeführt, der leider nicht gegen Außengeräusche abgesichert werden konnte. Er war durch zwei Lampen so ausgeleuchtet, daß in ihm Tageslichtbedingungen herrschten (580 Lx in Tischhöhe).

Methode

Zu den Versuchen holte ich die Tiere jeweils mit einem Fangnetz aus ihren Einzelboxen und ließ sie im Versuchsraum frei laufen. Über eine Leiter kletterten sie auf den Tisch und führten die Manipulationen an der Kiste aus, um an eine Futterbelohnung (Küken-, Obstteile) im Innern zu gelangen. In den ersten Versuchstagen hatte ich sie durch Strafreiz so dressiert, daß sie den Nahrungsbrocken zum Stallboden tragen mußten und nur dort auffressen durften. Dadurch hatte ich zwischen den einzelnen Experimenten genügend Zeit, die Kiste neu aufzubauen und zu beködern. Außerdem brachte diese Maßnahme den Vorteil, daß den Tieren der Blick auf die Versuchsanordnung durch die Tischplatte versperrt war, und sie meine Bewegungen an der Kiste optisch nicht verfolgen konnten.

Alle Tiere mußten ihren täglichen Nahrungsbedarf durch die Futterbelohnungen decken, die in der Kiste versteckt waren. Außerhalb der Versuche fütterte ich sie nicht, um ihre Dressurwilligkeit zu erhalten. In der Regel kam ich so auf 10 bis 20 Einzelexperimente pro Tier und Tag. Während der Versuche saß ich an einem Tisch im Versuchsraum und beobachtete die Tiere. Ich protokollierte die verschiedenen Verhaltensweisen und die Zeiten, die für die Ausführung der einzelnen Manipulationen benötigt wurden.

Von einer Versuchsreihe zur nächsten veränderte ich kontinuierlich den Versuchsaufbau. Dabei hatten die Tiere bereits erlernte Manipulationen immer wieder mit auszuführen. Bei einfacheren Aufgaben reichten eintägige Experimente aus, bis die Tiere in der Beseitigung der Hindernisse sicher waren. Schwierige Handlungsketten wiederholte ich an zwei bis max. sechs aufeinanderfolgenden Tagen, um die Lernleistungen der Tiere zu festigen. Außerdem legte ich im Verlauf der Untersuchungen mehrere Pausen ein, um das Kurz- und Langzeitgedächtnis der Tiere zu kontrollieren. Wie ich im einzelnen vorgegangen bin, geht aus der folgenden Darstellung des Versuchsablaufes hervor.

Versuchsreihe 1: Zunächst mußten die Tiere an die Apparatur gewöhnt werden und lernten, wo das Futter versteckt war. Deshalb ließ ich die Fronttür der Kiste (Abb. 1) weit offen. Ohne Hilfestellung mußten die Tiere den Köder im hinteren Teil der Kiste aufspüren, aufnehmen und zum Stallboden tragen. Nach Beendigung der Experimente mit einem Tier säuberte ich in dieser Versuchsreihe den Raum und den Versuchsaufbau gründlich, um dem folgenden Tier möglichst keine olfaktorischen Hilfen zu geben.

Versuchsreihe 2: Nachdem die Tiere gelernt hatten, wo das Futter zu finden war, schloß ich die Fronttür bis auf einen 2 cm breiten Spalt.

Versuchsreihe 3: Als nächstes Hindernis mußte eine Schiebetür (S 1), die 12 cm hinter der Fronttür eingebaut war und bis auf einen 2 cm breiten Spalt geschlossen war, zur rechten Seite geöffnet werden.

Versuchsreihe 4: In diesem Versuch war die Schiebetür ganz geschlossen. An ihrer linken

unteren Seite hatte ich sie eingekerbt. In diese Kerbe (Ke) griffen die Tiere, wenn sie die Tür zur Seite schieben wollten.

Versuchsreihe 5: Hinter der Schiebetür war in 12 cm Abstand eine weitere (S 2) eingebaut, die wie in der 3. Versuchsreihe etwas geöffnet war und ebenfalls nach rechts geschoben werden mußte.

Versuchsreihe 6: Die 2. Schiebetür hatte ich ganz geschlossen und an der linken unteren Seite ebenfalls eingekerbt.

Pause 1: Nach 20 versuchsfreien Tagen mußten die Tiere alle bis dahin erlernten Handlungen in zehn Experimenten wiederholen.

Versuchsreihe 7: Am gleichen Tage erhöhte ich den Schwierigkeitsgrad weiter, indem ich hinter der 2. Schiebetür in 15 cm Abstand eine Falltür (F) anbrachte. Sie war über einen Bindfaden, der über eine Rolle lief, mit einem Kantholz verbunden. Durch das Gewicht des

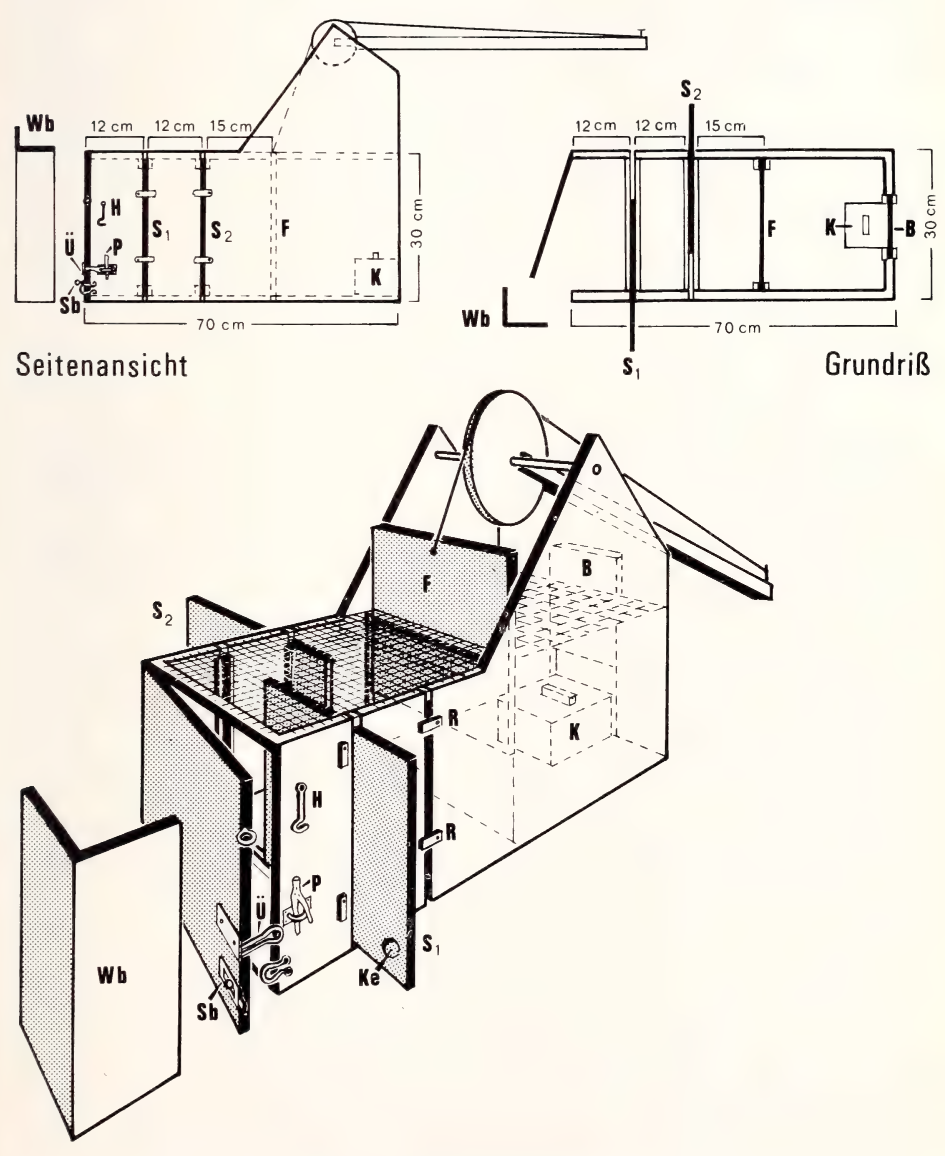


Abb. 1. Aufbau der Versuchskiste (Erklärung der Symbole im Text)

Kantholzes wurde die Tür bei einem geringen Druck von unten aufgezogen und geöffnet gehalten. In dieser Versuchsreihe war die Falltür bis auf einen 1 cm breiten Spalt geschlossen.

Versuchsreihe 8: Die Falltür war jetzt ganz geschlossen und an der Unterkante in der Mitte mit einer Kerbe versehen.

Pause 2: Nach 12 versuchsfreien Tagen gab ich den Tieren Gelegenheit, sich in drei Rundgängen nochmals mit den bisher erlernten Hindernissen vertraut zu machen.

Versuchsreihe 9: Nach den drei Wiederholungsversuchen brachte ich als ersten Verschluß in 5 cm Höhe einen Überwurf (Ü) an der Fronttür an, dessen Lasche über eine Öse griff, die an der rechten Kistenseite befestigt war. Solange die Tiere diesen Verschluß nicht sicher lösen konnten, schloß ich ihn nur leicht (Versuchsreihe 9a). Danach drückte ich die Lasche fest über die Öse (Versuchsreihe 9b). Die Fronttür war so konstruiert, daß sie bei geöffnetem Verschluß einen Spalt breit aufsprang.

Versuchsreihe 10: In 23 cm Höhe schraubte ich an die rechte Seite der Kiste einen Haken (H), der in eine Öse faßte, die an der Fronttür befestigt war.

Versuchsreihe 11: In diesem Versuch sicherte ich den Überwurf zusätzlich mit einem 10 cm langen Holzpflock (P), den die Tiere entfernen mußten, bevor sie die Lasche zur Seite ziehen konnten.

Versuchsreihe 12: Als nächstes brachte ich an der Fronttür in 15 cm Höhe einen kleinen Schieber (Möbelriegel) (Sb) an. Der Riegel griff in eine Lasche, die an der rechten Kistenseite montiert war. Er mußte durch Knopfzug geöffnet werden. Als alle Tiere diesen Verschluß nicht lösen konnten, entfernte ich den Überwurf und den Haken und versetzte den Schieber an die Unterkante der Fronttür. Die Tiere sollten sich allein mit diesem Verschluß vertraut machen.

Versuchsreihe 13: In dieser Versuchsreihe waren zusätzlich zum Schieber wieder Überwurf und Haken zu beseitigen.

Pause 3: Nach 21 versuchsfreien Tagen überprüfte ich, ob die Manipulationen noch beherrscht wurden.

Pause 4: Nach einer weiteren Pause von 48 Tagen wiederholte ich nochmals den Versuch.

Versuchsreihe 14 (Pause 5): Vor die Verschlüsse an der Fronttür stellte ich ein Winkelbrett (Wb), das die Tiere zur Seite schieben mußten, um an die Verschlüsse heranzukommen. Diese Versuchsreihe erfolgte 31 Tage nach den letzten Experimenten (Pause 4).

Versuchsreihe 15: Bisher hatte die Futterbelohnung hinter der Falltür in einem offenen Schälchen gelegen. An der gleichen Stelle schraubte ich jetzt eine kleine Holzkiste (K) fest, die mit einem Deckel verschlossen war. Auf den Deckel hatte ich einen Holzgriff geleimt, der den Tieren das Abheben des Deckels erleichterte.

Versuchsreihe 16: Beide Schiebetüren konnten durch Holzriegel (R) an den Kistenseiten so festgestellt werden, daß ihre Öffnungsrichtungen beliebig zu verändern waren. In dieser Versuchsreihe mußten beide Türen erstmals nach links geschoben werden. Diese Experimente führte ich durch, um nachzuprüfen, wie sich die Tiere bei veränderter Öffnungsrichtung verhielten.

Pause 6: Die vorherige Versuchsreihe wiederholte ich nach 11 versuchsfreien Tagen.

Versuchsreihe 17: Nach einem vorher festgelegten Plan veränderte ich die Öffnungsrichtungen der Schiebetüren. Dabei waren die Türen auch unabhängig voneinander nach verschiedenen Seiten zu schieben.

Pause 7: Nach einer Versuchspause von 14 Tagen kontrollierte ich nochmals das Verhalten der Tiere beim Öffnen der Schiebetüren.

Versuchsreihe 18: In dieser Reihe stellte ich die Schiebetüren nicht mehr fest, so daß die Tiere die Öffnungsrichtung selbst bestimmen konnten.

Pause 8: Nach einer Pause von 490 Tagen konfrontierte ich alle Tiere erstmals wieder mit der Kiste. Sie hatten dabei alle Handlungen auszuführen, die sie bis zur 16. Versuchsreihe jeweils erlernt hatten. Die erste Schiebetür war nach rechts, die zweite nach links zu öffnen.

Ergebnisse

Verhaltensweisen bei der Versuchsausführung

Zu Beginn des ersten Experimentes zeigten alle Versuchstiere das für Waschbären und Krabbenwaschbären typische Orientierungsverhalten in einer fremden Umgebung (Löhmer 1973). Überraschend schnell bezogen sie die Versuchsanordnung in ihre Kontrollen mit ein und entdeckten so nach kurzer Zeit den Köder. Einige Tiere liefen

ohne zu zögern zur Futterbelohnung, andere scheuten sich zunächst, in die enge Kiste zu gehen. Die vier Krabbenwaschbären benötigten im Durchschnitt 161 Sek., die drei Waschbären 192 Sek. bis zur Aufnahme des ersten Futterbrockens. Alle Tiere gewöhnten sich nach wenigen Experimenten des ersten Tages an den Versuchsablauf und liefen dann jeweils direkt zum Köder.

Nachdem die Tiere gelernt hatten, wo das Futter zu finden war, konnte ich den Schwierigkeitsgrad der Manipulationen kontinuierlich erhöhen. Der Anreiz der Futterbelohnung war so stark, daß sie sich von selbst darum bemühten, an den Köder zu gelangen. Dabei fiel auf, daß sich die Waschbären intensiver und ausdauernder mit neuen Verschlüssen oder Hindernissen beschäftigten. Die Krabbenwaschbären unterbrachen dagegen häufig die Versuche, liefen von der Kiste fort, um sich dann erneut um die Öffnung zu bemühen. Die qualitative Analyse der Bewegungen beim Öffnen der Kiste erbrachte jedoch weitgehende Übereinstimungen zwischen beiden Arten.

Neue Hindernisse wurden zunächst mit den Händen betastet und mit Hilfe der Krallen zu beseitigen versucht. Die Tiere manipulierten vornehmlich am Vorderteil der Kiste, da sie schnell gelernt hatten, daß sie nur durch die offene Fronttür an die Futterbelohnung gelangen konnten. Blieben die Bemühungen erfolglos, so drückten sie die Nase oder die Stirn gegen die Kiste, bissen in die Verschlüsse oder das Holz und gruben oder kratzten ungeduldig an der Apparatur. Drei Tiere (Archi, August, Anna) legten sich manchmal in Seiten- oder Rückenlage auf den Tisch und stemmten sich mit den Extremitäten gegen die Kiste. Führten die Manipulationen nicht zum Erfolg, so versuchten die Tiere mitunter auch, von oben oder von den Seiten aus in die Kiste zu gelangen. Mit Vorliebe griffen sie in die Spalten der Schiebetüren und zogen diese sogar von außen auf.

Der optische Sinn war beim Öffnen der Verschlüsse und Türen nicht beteiligt. Die Tiere sahen beim Manipulieren z. T. „desinteressiert" zur Seite. Alle Verhaltensweisen glichen den Bewegungen, die sowohl für Waschbären als auch für Krabbenwaschbären bei der Nahrungssuche oder bei solitären Tastspielen charakteristisch sind (LÖHMER 1973).

Beim Manipulieren an der Kiste lösten die Versuchstiere zufällig die einzelnen Hindernisse und Verschlüsse. In den nachfolgenden Experimenten wiederholten sie dann die Bewegungen, die vorher zum Erfolg geführt hatten. Auf diese Weise lernten die Tiere nach und nach, alle Aufgaben sicher auszuführen. Die Schiebetüren öffneten sie, indem sie mit den Krallen in die Türkerben griffen. Sie schoben die Türen einen Spalt breit auf und zwängten sich dann mit dem Kopf und Körper hindurch. Die Falltür wurde in Seiten- oder Rückenlage mit den Vorderextremitäten nach oben geschoben. Das Winkelbrett und den Deckel des Futterkästchens beseitigten die Tiere mit einer Hand oder beiden Vorderbeinen.

In Tab. 2 habe ich dargestellt, wie die einzelnen Verschlüsse an der Fronttür gelöst worden sind. Benutzten die Tiere dabei mehrere Körperteile, so ist der Teil zuerst aufgeführt, mit dem der jeweilige Verschluß in der Mehrzahl der Versuche geöffnet wurde. Es ist zu erkennen, daß insbesondere der Haken und der Schieber auf recht verschiedene Art und Weise gelöst worden sind. Der Grund hierfür ist nicht in einem unterschiedlichen Manipulationsverhalten der Tiere zu suchen. Er beruhte vielmehr auf den zufälligen Bewegungen, mit denen die Tiere beide Verschlüsse erstmals erfolgreich geöffnet hatten. Aus Tab. 2 geht hervor, daß die Waschbären und Krabbenwaschbären vornehmlich mit den Händen manipulieren. Sie setzen aber auch Zähne und Nase ein.

Obwohl die Tiere nacheinander mit den einzelnen Verschlüssen konfrontiert worden waren, war nicht zu erkennen, daß sie sie in einer bestimmten Reihenfolge öffneten. Gelang ihnen die Beseitigung eines Hindernisses nicht auf Anhieb, so wandten

Tabelle 2

Öffnungsweisen der einzelnen Kistenverschlüsse

(Erläuterungen im Text)

Verschluß	Krabbenwaschbären				Waschbären		
	Anna	Dagmar	Daisy	Dietke	Archi	August	Anke
Überwurf	Hände	Hände	Hände	Hände	Hände	Hände	Hände
Holzpflock	Zähne (Hände)	Hände (Zähne)	Hände (Zähne)	Hände (Zähne)	Zähne (Hände)	Zähne (Hände)	Zähne (Hände)
Haken	Stirn	Hände (Nase)	Hände	Hände	Nase (Hände)	Nase (Hände)	Hände
Schieber	linke Hand	Hände	linke Hand	—	Nase	Nase	rechte Hand

sie sich nach kurzen Bemühungen einem anderen zu. Mitunter manipulierten sie auch an bereits geöffneten Verschlüssen. Einige Tiere konnten sogar mehrere Verschlüsse zur gleichen Zeit lösen. Eine Krabbenwaschbärin (Anna) drückte nach Entfernung des Holzpflockes den Haken mit der Stirn nach oben, zog gleichzeitig mit der rechten Hand den Überwurf auf und betätigte mit der linken Hand den Schieber.

Lernleistungen

Ich habe bereits erwähnt, daß die Versuchstiere die Hindernisse und Verschlüsse zufällig beseitigten. Eine einmal erfolgreich ausprobierte Öffnungsweise prägten sie sich in der Regel schnell ein, wie aus der nahezu unveränderten Wiederholung der Bewegungen in den nachfolgenden Experimenten hervorging. Eine Verhaltensweise wurde selbst dann nicht variiert, wenn die Ausführung „umständlich" war. So drückte eine Krabbenwaschbärin (Anna) den Haken immer mühsam mit der Stirn aus der Öse, nachdem sie ihn so in ihrem ersten erfolgreichen Versuch geöffnet hatte. Die starre Speicherung einer einmal zum Ziel führenden Handlungsfolge konnte ich auch in den letzten drei Versuchsreihen nachweisen, in denen ich die Öffnungsrichtungen der beiden Schiebetüren veränderte. In der 16. Versuchsreihe bemühten sich alle Tiere, wie bis dahin gewohnt, die Türen weiterhin nach rechts zu schieben. Sie mußten erst lernen, daß die Türen nach beiden Seiten geöffnet werden konnten. In der 18. Versuchsreihe zeigte es sich, daß sich bei der Mehrzahl der Tiere die rechte Öffnungsrichtung, die im Verlauf der Untersuchungen am häufigsten zum Erfolg geführt hatte, auch am stärksten eingeprägt hatte. Bei unverriegelten Türen entschieden sich sechs Tiere zu mehr als 90 % für die rechte Seite. Nur ein Waschbär (August) und ein Krabbenwaschbär (Dietke) schoben die Türen zu 65 % bzw. 75 % nach links.

In Abb. 2 und 3 habe ich dargestellt, in welchem Experiment die Versuchstiere die Beseitigung neu hinzugekommener Hindernisse jeweils erlernt hatten. Bei der Festlegung dieser Angabe bezog ich mich auf das Verhalten der Tiere, die die Manipulationen in diesem und den beiden folgenden Versuchen zielgerichtet ausgeführt haben mußten. Die drei Waschbären benötigten relativ wenige Versuche, um die verschiedenen Türen der Kiste sicher zu öffnen (Versuchsreihe 1—8). Die vier Krabbenwaschbären lernten langsamer.

Das Lösen der Verschlüsse bereitete allen Tieren erwartungsgemäß die größten Schwierigkeiten. Auch hier zeigten die Waschbären, daß sie die Manipulationen ins-

gesamt schneller beherrschen lernten als die Krabbenwaschbären. Besonders problematisch war für alle Tiere das Öffnen des Möbelriegels (Versuchsreihe 12). Bis zu diesem Zeitpunkt waren alle Verschlüsse der Fronttür so montiert worden, daß sie von der rechten Seite aus gelöst werden mußten. Die Tiere konzentrierten daher ihre Manipulationen auch weiterhin auf diese Seite und beachteten die Vorderfront der Kiste nicht. Sie erlernten die Aufgabe erst, nachdem ich Überwurf und Haken wieder entfernt hatte und sie sich allein mit dem Schieber beschäftigen mußten. Eine Krabbenwaschbärin (Dietke) konnte diesen Verschluß trotz zahlreicher Zusatzversuche nicht öffnen. Sie führte daher von der 14. Versuchsreihe an die weiteren Experimente immer bei unverschlossenem Schieber aus. Die Aufgaben der Versuchsreihen 14—18 erlernten beide Arten in relativ kurzer Zeit. Die Krabbenwaschbären benötigten jedoch für das Öffnen des Futterkasten-Deckels wieder mehr Versuche als die Waschbären (Versuchsreihe 15).

Die in Abb. 2 und 3 dargestellten Lernleistungen zeigen, daß die einzelnen Versuchstiere z. T. sehr unterschiedliche Ergebnisse erzielt haben. Die Leistungen der Waschbären variierten insgesamt weniger stark als bei den Krabbenwaschbären, so daß sie in der Mehrzahl der Versuchsreihen die Manipulationen schneller beherrschen lernten. Ob sich hieraus allerdings interspezifische Unterschiede hinsichtlich der Lernfähigkeit beider Arten ableiten lassen, werde ich später noch ausführlicher diskutieren.

Gedächtnisleistungen

In den sieben Pausen, die ich im ersten Versuchsabschnitt in unregelmäßigen Abständen einlegte, bewiesen alle Tiere, daß sie nach 11 bis 48 versuchsfreien Tagen die vorher erlernten Manipulationen noch sicher beherrschten (Abb. 2 und 3). Nur einmal (Pause 6) war die Durchschnittsleistung der Krabbenwaschbären deutlich geringer als die der Waschbären. Die Ursache hierfür war darin zu suchen, daß ein Tier (Dietke) in diesen Wiederholungsversuchen erhebliche Schwierigkeiten hatte, den Deckel des Futterkästchens zu öffnen. Alle anderen Krabbenwaschbären beseitigten die Hindernisse nach den 11 versuchsfreien Tagen ebenso sicher wie die Waschbären.

Die größte Gedächtnisleistung zeigten die Tiere, als sie nach 490 versuchsfreien Tagen erstmals wieder mit der Kiste konfrontiert wurden (Pause 8). An ihrem zielgerichteten Manipulationsverhalten war klar zu erkennen, daß sie alle Verschlüsse und Hindernisse noch sicher beseitigen konnten. Dabei fiel auf, daß sie die einzelnen Handlungen in der gleichen Art und Weise ausführten wie vor der Versuchspause. Bei der Beurteilung dieser Gedächtnisleistung muß berücksichtigt werden, daß sechs Tiere in der Zwischenzeit zwei weitere Versuche auszuführen hatten (Löhmer 1973). Eine Krabbenwaschbärin (Dietke) hatte nur noch an einem der beiden Versuche teilgenommen. Sie wurde in der Ranzperiode 1972 gedeckt und zog erfolgreich Junge auf.

Kritische Anmerkungen zur Bewertung der Ergebnisse

Der Versuchsraum konnte nicht schalldicht isoliert werden. Dadurch traten immer wieder unerwünschte Störungen durch Außengeräusche auf. Während drei Tiere (Anna, Archi, August) sich kaum ablenken ließen, unterbrachen alle übrigen Tiere bei jedem Geräusch sofort ihre Handlungen. Sie arbeiteten erst nach einer länger andauernden Orientierungsphase weiter. Die unterschiedlichen Reaktionen auf Störungen außerhalb des Raumes erschwerten die einheitliche Auswertung der Ergebnisse.

Neben den akustischen Störungen mußten individuelle Eigenarten der Versuchstiere bei der Beurteilung der Leistungen berücksichtigt werden. Lediglich in den ersten

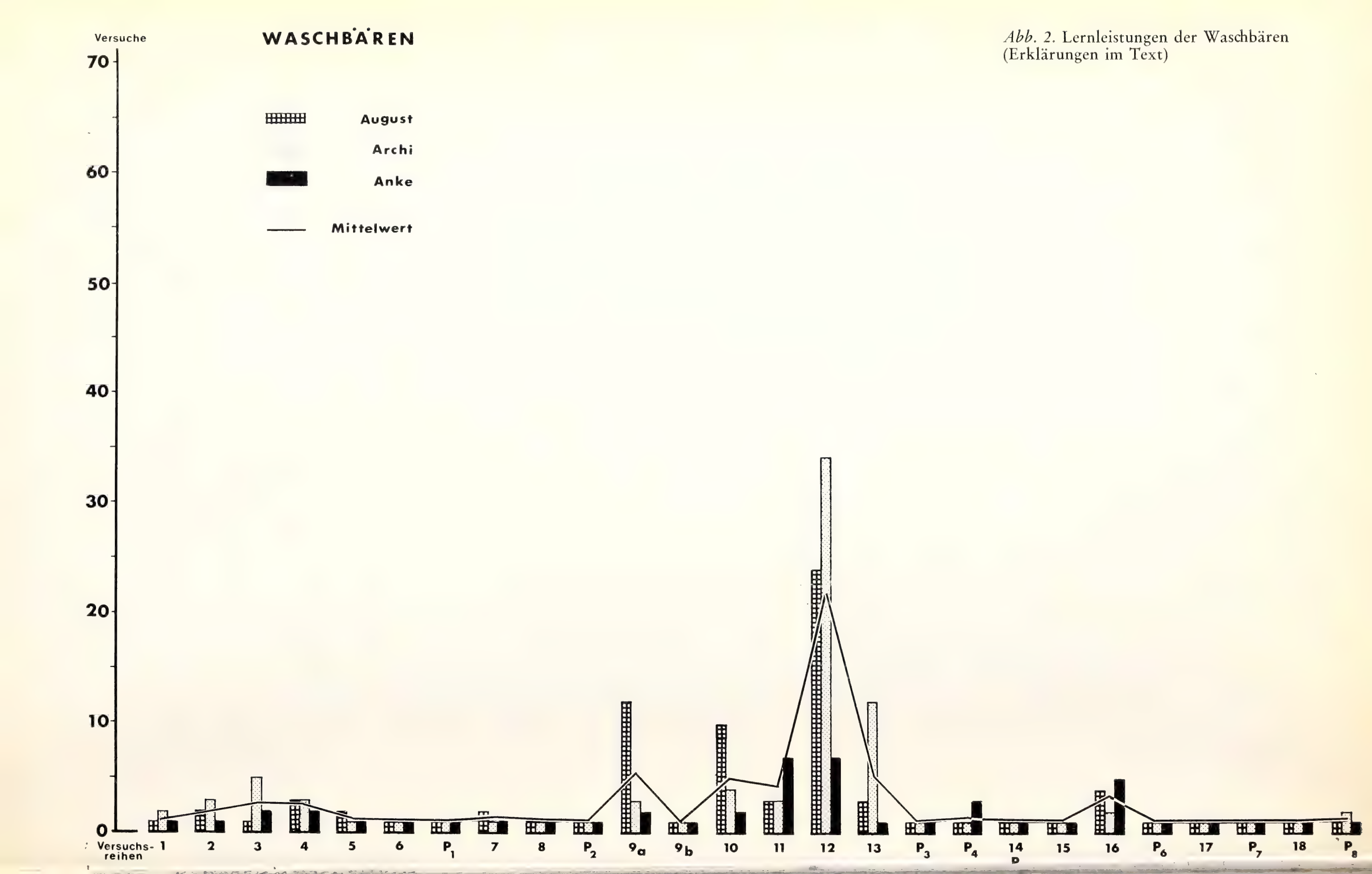


Abb. 2. Lernleistungen der Waschbären (Erklärungen im Text)

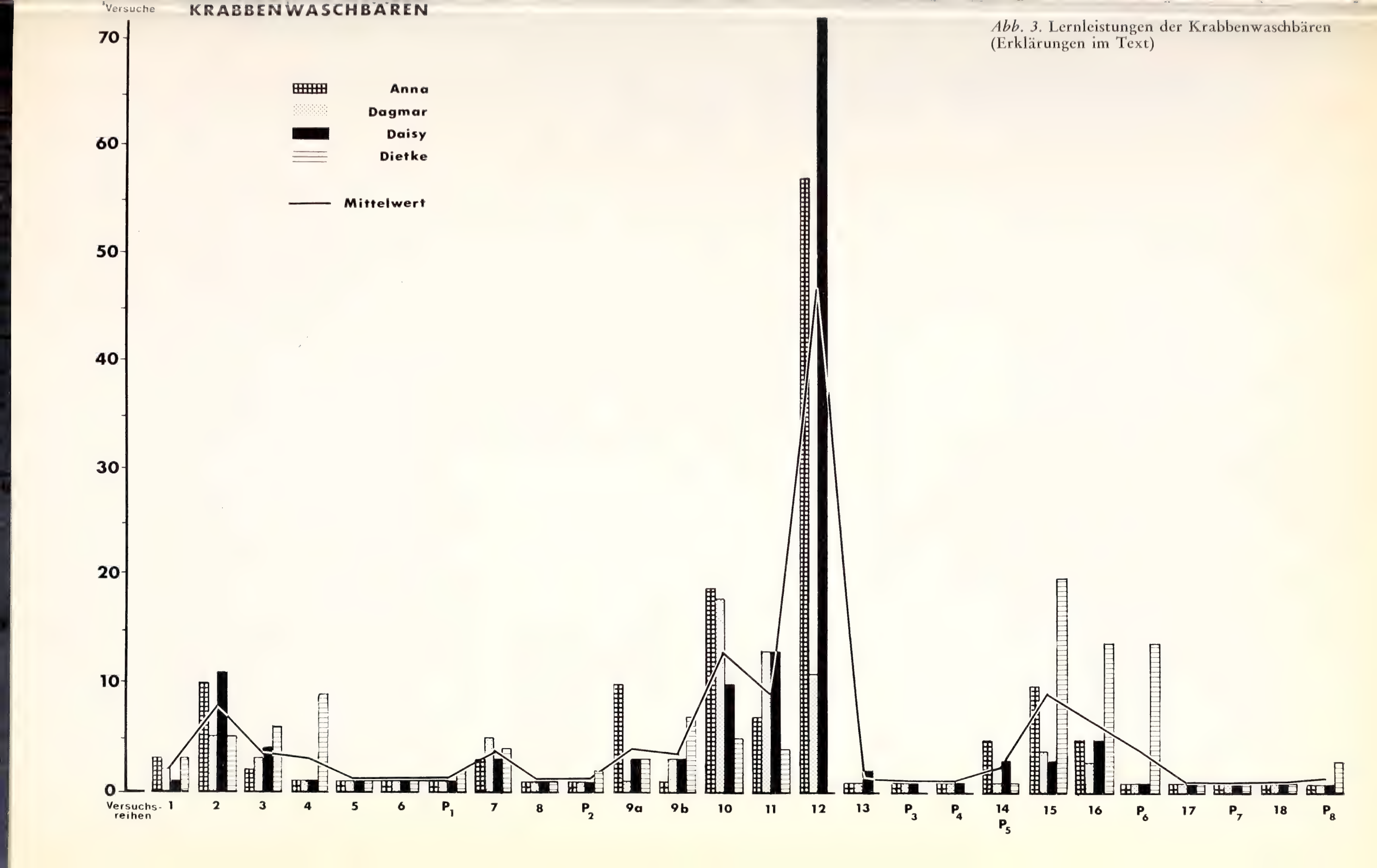


Abb. 3. Lernleistungen der Krabbenwaschbären (Erklärungen im Text)

Experimenten eines Versuchstages war eine identische Arbeitswilligkeit bei allen Tieren zu beobachten, da sie annähernd gleich hungrig waren. Sobald aber eine gewisse Futtermenge aufgenommen worden war, ließ die Dressurwilligkeit z. T. beträchtlich nach. Die Tiere arbeiteten langsamer oder aber liefen zwischen den Versuchen im Raum umher. Sie setzten Duftmarken ab, zeigten Komfortverhaltensweisen oder harnten und koteten. Die „Lustlosigkeit" setzte nicht bei allen Tieren zum gleichen Zeitpunkt ein, da eine erste Sättigung nicht nach derselben Versuchsanzahl und Futtermenge erreicht wurde. Das nachlassende Interesse an der Versuchsdurchführung ging deutlich aus den Zeiten hervor, die für die gesamten Experimente pro Tag benötigt wurden. Im ersten Versuchsabschnitt (50 % der Tagesversuche) waren alle Tiere schneller als im zweiten Teil. Nur ein Waschbär (August) machte hier eine Ausnahme. Sein Nahrungstrieb war so stark, daß er für alle Tagesversuche annähernd konstante Zeiten erzielte. Bei zwei Krabbenwaschbären (Daisy, Dietke) war der Leistungsabfall im zweiten Versuchsabschnitt besonders kraß. Die übrigen Tiere benötigten für die Ausführung der zweiten Hälfte der Tagesexperimente etwa doppelt soviel Zeit wie für den ersten Teil.

Die Untersuchungen wurden auch in der Ranzperiode fortgesetzt. In dieser Zeit blieb die Dressurwilligkeit nur bei zwei Krabbenwaschbären (Anna, Daisy) von Paarungsstimmungen unbeeinflußt. Die übrigen Tiere waren zumindest zeitweilig sexuell aktiv. Sie zeigten während der Untersuchungen typische Verhaltensweisen ranziger Tiere (LÖHMER 1973). Bei einer Waschbärin (Anke) war z. B. der Paarungstrieb im Östrus so stark, daß sie in dieser Zeit bereits nach wenigen Experimenten ruhelos im Versuchsraum umherzulaufen begann. Bei ihr wie bei den anderen ranzigen Tieren war die Arbeitswilligkeit auch nicht durch die Reduzierung der Tages-Futterration zu erhöhen.

Die Störungen durch Außengeräusche, den verschieden stark ausgeprägten Nahrungstrieb und die Einflüsse der Ranz mußte ich bei der Beurteilung der Versuchsergebnisse berücksichtigen. Die Tiere reagierten sehr unterschiedlich auf diese Faktoren, so daß klare artspezifische und interspezifische Aussagen erschwert wurden. Nach meinen Beobachtungen beeinträchtigten sie nicht die qualitative Analyse der Manipulationshandlungen. Sie wirkten sich in erster Linie auf die Dressurwilligkeit und damit auch auf die Lernleistungen aus. So lernte eine Krabbenwaschbärin gegen Ende der Untersuchungen aufgrund ihrer sexuellen Aktivität langsamer. Auf ihre nachlassenden Lernleistungen ist vor allem das schlechtere Durchschnittsergebnis der Krabbenwaschbären im letzten Versuchsabschnitt zurückzuführen (Abb. 3).

Diskussion

Die Untersuchungen über die Manipulierfähigkeit von Waschbären der mitteleuropäischen Population und Krabbenwaschbären (Unterart: *Procyon c. cancrivorus)* haben ergeben, daß beide Neuwelt-Kleinbären Verschlüsse und Hindernisse an einer Kiste in erster Linie mit den Vorderextremitäten zu beseitigen versuchen. Erst nach erfolglosem Manipulieren mit den Händen nehmen die Tiere auch die Nase, Stirn oder Zähne zu Hilfe. Der Gesichtssinn spielt bei den Öffnungshandlungen eine untergeordnete Rolle. Diese Beobachtungen stimmen mit Freiland- und Gefangenschaftsuntersuchungen überein, nach denen bei beiden Arten den Vorderextremitäten bei der Ausübung wichtiger Funktionen eine überragende Bedeutung zukommt (GEWALT 1956; LÖHMER 1973; LYALL-WATSON 1963; TEVIS 1947; WHITNEY und UNDERWOOD 1952). Der intensive Gebrauch der Vorderbeine ist durch das ausgeprägte haptische Unterscheidungsvermögen zu erklären, das bei Waschbären experimentell überprüft

worden ist (Rensch und Dücker 1963; Thackery und Michels 1958; Thorgersen 1958). Die Waschbären erreichen in dieser Beziehung durchaus die Leistungsfähigkeit niederer Primaten, obwohl die volaren Handflächen lediglich die bei Carnivoren üblichen nervösen Endorgane besitzen (Rensch und Dücker 1963; Zollmann und Winkelmann 1962). Die Erklärung für das gute haptische Unterscheidungsvermögen ist darin zu suchen, daß die Projektionsfelder der Tastsinnesorgane in der Großhirnrinde weit ausgedehnt sind und daß sich die Regionen der einzelnen Finger nicht überlappen (Welker und Seidenstein 1959). Meine vergleichenden Beobachtungen an Waschbären und Krabbenwaschbären und die Ergebnisse der vorliegenden Versuche haben weitgehende Übereinstimmungen hinsichtlich der Manipulierfähigkeit beider Arten ergeben. Es ist daher zu vermuten, daß die anatomischen und neurophysiologischen Grundlagen des Tastsinnes bei *P. c. cancrivorus* ähnlich gelagert sind wie bei *P. lotor.*

Alle Versuchstiere beseitigten beim Manipulieren an der Kiste zufällig die einzelnen Hindernisse und Verschlüsse. Sie prägten sich erfolgreich ausprobierte Bewegungen sehr genau ein, so daß sie nach wenigen weiteren Experimenten die Handlungen zielgerichtet ausführen konnten. Bei einer unkritischen Bewertung der Lernleistungen hätten sich zwischen beiden Neuwelt-Kleinbären interspezifische Unterschiede herausstellen lassen. In Durchschnitt kamen nämlich die Waschbären schneller zum Ziel (Abb. 2). Dennoch ist eine eindeutige Aussage über ein geringeres Lernvermögen der Krabbenwaschbären anhand meiner Untersuchungen nicht zulässig. Die wesentliche Ursache für das schnellere Beherrschen der Öffnungshandlungen beruhte bei den Waschbären darauf, daß sie sich intensiver und ausdauernder um die Beseitigung neuer Hindernisse bemühten. Dadurch benötigten sie weniger Experimente, um die Kiste zu öffnen. Ein weiterer Grund für die insgesamt schlechteren Durchschnittsleistungen der Krabbenwaschbären war darin zu suchen, daß die Tiere unterschiedlicher auf Nebenfaktoren wie Außengeräusche und Ranzeinflüsse reagierten, so daß die Ergebnisse stärker variierten als bei den Waschbären. Immerhin erreichte aber in fast allen Versuchsreihen mindestens ein Tier die Leistungen der Waschbären, so daß sich Unterschiede bezüglich des Lernvermögens eigentlich nicht absichern lassen.

Insgesamt bleibt festzustellen, daß sich die von mir untersuchten Waschbären und Krabbenwaschbären hinsichtlich des Manipulations- und Lernverhaltens nicht unterscheiden. Sie besitzen außerdem identische Fähigkeiten, komplizierte Handlungsketten über längere Zeiträume hinweg zu speichern. Aufgrund der nahen Verwandtschaft, der weitgehenden Übereinstimmungen im Verhalten und der Tatsache, daß beide Arten bei annähernd gleicher Körpergröße über ein gleich großes Gehirn verfügen, überraschen diese Ergebnisse nicht. Die Befunde zeigen aber auch, wie wichtig es ist, entsprechende Untersuchungen mit den „großhirnigen“ Krabbenwaschbären *(P. c. nigripes)* durchzuführen, um die offenen Fragen zur Systematik der Gattung *Procyon* Storr, 1780, zu beantworten. Zusätzlich könnten damit weitere Aussagen über die Beziehung von Hirngröße und Leistung gemacht werden (Röhrs 1959).

Die vorliegenden Untersuchungen lassen sich ohne weiteres mit den Experimenten von Cole (1907), Davis (1907), Kitzmiller (1934) und McDougall und McDougall (1931) vergleichen, die an verschiedenen Apparaturen die Manipulierfähigkeit von Waschbären überprüft haben. Hinsichtlich des Behaltens von Handlungsketten bewiesen meine Tiere sogar eine größere Leistungsfähigkeit als die Waschbären von Cole und Davis. Aus dem Vergleich meiner Ergebnisse mit denen von Rensch und Dücker (1968) ergibt sich weiterhin, daß sich der von ihnen untersuchte Wickelbär in bezug auf das Manipulationsverhalten, die Lern-, Versuchs- und Gedächtnisleistungen nicht wesentlich anders verhielt als meine Versuchstiere. Durch die Einbeziehung der Krabbenwaschbären in vergleichbare experimentelle Untersuchungen

wird die Feststellung von RENSCH und DÜCKER (1968) unterstützt, daß die Procyoniden im Erlernen und Behalten von Handlungsfolgen den Rhesusaffen kaum nachstehen und „daß bei allen einfacheren Hirnleistungen die phylogenetische Stufe einer Tierart weniger Bedeutung hat als die Größe, die Neuronenzahl und der Komplikationsgrad des Gehirns".

Zusammenfassung

Drei Waschbären (*Procyon lotor;* mitteleuropäische Population) und vier Krabbenwaschbären (Unterart: *Procyon c. cancrivorus*) mußten mehrere Verschlüsse und Hindernisse an einer Kiste beseitigen, um an eine Futterbelohnung im Innern zu gelangen. Die Analyse der beobachteten Verhaltensweisen ergab weitgehende Übereinstimmungen zwischen beiden Arten. Hinsichtlich des Lernvermögens wurden zwar unterschiedliche Ergebnisse erzielt, die jedoch nicht eine klare Aussage über eine divergierende Leistungsfähigkeit zulassen. Beide Procyoniden zeigten beachtliche Fähigkeiten, komplizierte Handlungsketten über längere Zeiträume hinweg zu speichern. Alle Tiere führten nach einer Versuchspause von 490 Tagen alle vorher erlernten Manipulationen noch sicher aus.

Summary

Comparative investigations of the manipulating behaviour and the learning ability in the raccoon (Procyon lotor) and the crab-eating raccoon (Procyon cancrivorus cancrivorus)

In a comparative behavioural study three raccoons (*Procyon lotor;* Middle European population) and four crab-eating raccoons (Subspecies *Procyon cancrivorus cancrivorus*) had to undo several fastenings and to remove obstacles before opening a box in which they found a food reward. The analysis of the manipulating behaviour showed much similarities in both species. Although the learning ability seemed to be slightly different the differences could not be clearly objectivated. Both Procyonids showed a considerable memory for complicated manual performances. After an interval of 490 days without experiments all animals were able to open the fastenings and to remove the obstacles as before without delay.

Danksagung

Herrn Prof. Dr. M. RÖHRS danke ich für die Überlassung des Themas und für ständige Unterstützung.

Literatur

COLE, L. W. (1907): Concerning the intelligence of raccoons. J. comp. Neurol. Psychol. **17,** 211—262.

DAVIS, H. B. (1907): The raccoon: a study in animal intelligence. Am. J. Psychol. **18,** 447 to 489.

GEWALT, W. (1956): Über das „Waschen" von *Procyon lotor.* Z. Säugetierkunde **21,** 149 bis 155.

KITZMILLER, A. B. (1934): Memory of raccoons. Am. J. Psychol. **46,** 511—512.

KLATT, B. (1928): Vergleichende Untersuchungen an Caniden und Procyoniden. Zool. Jahrb. **45,** 217—292.

LÖHMER, R. (1973): Vergleichende ethologische und sinnesphysiologische Untersuchungen an Waschbären und Krabbenwaschbären. Diss. TU Hannover.

LYALL-WATSON, M. (1963): A critical re-examination of food "washing" behaviour in the raccoon *(Procyon lotor).* Proc. Zool. Soc. London **141,** 371—393.

MCDOUGALL, K. D.; MCDOUGALL, W. (1931): Insight and foresight in various animals-monkey, raccoon, rat and wasp. J. comp. Psychol. **11,** 237—273.

RENSCH, B.; DÜCKER, G. (1963): Haptisches Lern- und Unterscheidungsvermögen bei einem Waschbären. Z. Tierpsychologie **20,** 608—615.

— (1968): Manipulierfähigkeit eines Wickelbären bei längeren Handlungsketten. Z. Tierpsychologie **26,** 104—112.

RÖHRS, M. (1959): Neue Ergebnisse und Probleme der Allometrieforschung. Z. Wiss. Zool. **162,** 1—95.

TEVIS, L. (1947): Summer activity of California raccoons. J. Mamm. **28**, 323—332.
THACKERY, R. I.; MICHELS, K. M. (1958): Externally aroused drives in the raccoon. Anim. Behaviour **6**, 160—163.
THORGERSEN, H. L. (1958): Studies of tactual discrimination by raccoons. Diss. Absts. **18**, 2203—2204.
WELKER, W. J.; SEIDENSTEIN, S. (1959): Somatic sensory representation in the cerebral cortex of the raccoon *(Procyon lotor)*. J. comp. Neurol. **111**, 469—501.
WHITNEY, L. F.; UNDERWOOD, A. B. (1952): The raccoon. Pract. Science Publ. Comp., Orange, Conn.
ZOLLMANN, P. E.; WINKELMANN, R. K. (1962): The sensory innervation of the common North American raccoon *(Procyon lotor)*. J. comp. Neurol. **119**, 149—157.

Anschrift des Verfassers: Dr. REINHARD LÖHMER, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule Hannover, D – 3000 Hannover, Bischofsholer Damm 15

Der Einfluß des Harns brünstiger Kühe auf die Geschlechtslust von Stieren

Von H. H. SAMBRAUS und G. H. WARING

Aus der Abteilung für Andrologie und Künstliche Besamung der Gynäkologischen und Ambulatorischen Tierklink der Universität München — Leiter: Prof. Dr. W. Leidl

Eingang des Ms. 8. 10. 1973

Einleitung

Männliche Säugetiere sind fähig, brünstige von nichtbrünstigen ♀♀ zu unterscheiden. Bei mehreren Arten wurde nachgewiesen, daß die Differenzierung auf olfaktorischem Wege geschieht. Der spezifische Brunstgeruch wird auf unterschiedliche Weise ausgeschieden. Festgestellt wurde er im Vaginalschleim (KELLER 1937; GRUNDL 1956), Harn (BEACH und GILMORE 1949; LE MAGNEN 1952; CARR und CAUL 1962), Kot (DONOVAN 1967) sowie im Hautdrüsensekret (KELLEY 1937). Dem Ausscheidungsmodus entsprechen charakteristische Verhaltensweisen im Sexualbereich der einzelnen Tierarten, von denen man annimmt, daß sie der Brunsterkennung dienen. In erster Linie werden die Harn- (MCHUGH 1958; SCHLOETH 1961; SAMBRAUS 1969a) und Genitalkontrolle genannt (z. B. KERRUISH 1955; ZEEB 1958; WOHANKA 1962; ALBL 1966; SAMBRAUS 1969b; HÜNERMUND 1969), es kommen aber auch Haut- (GOERTTLER 1945; SAMBRAUS 1973a) und Kotberiechen (SAMBRAUS 1973a) bei einzelnen Spezies vor.

Das Verhalten freilebender Tiere macht es wahrscheinlich, daß bestimmte *Gerüche* ermittelt werden. Ein zwingender Nachweis kann mit der Beobachtung allein jedoch nicht getroffen werden. Denkbar wäre auch, daß Schwankungen der Körpertemperatur oder die Reaktion des ♀ auf die Annäherung des ♂ geprüft werden (MEISCHNER 1963).

Z. Säugetierkunde 40 (1975) 49—54

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Im Experiment gelang allerdings bei mehreren Tierarten der eindeutige Nachweis. KELLY (1937) übertrug den Vaginalschleim brünstiger Schafe auf nichtbrünstige. Diese wurden daraufhin vom Bock wie brünstige behandelt. BEACH und GILMORE (1949) füllten Harn von einer läufigen und einer nichtläufigen Hündin in 2 Gefäße und ließen ihn dann von Rüden beriechen. Diese interessierten sich stärker für den Harn des Tieres im Oestrus. Rüden berochen auch länger das Analbeutelsekret läufiger Hündinnen als das von nichtläufigen bzw. von Rüden. Wenn derartiges Sekret auf Hündinnen im Anoestrus übertragen wurde, versuchten die Rüden, sie zu begatten, was sonst nicht geschieht (DONOVAN 1967). Stiere interessierten sich für den Kot rindernder Kühe, dem möglicherweise Sekret von Schweiß- und Talgdrüsen der Analgegend anhaftete, erheblich mehr als für die Faeces nichtbrünstiger weiblicher Artgenossen (DONOVAN 1967).

Die Harnkontrolle beim Rind läßt es möglich erscheinen, daß dem Harn eine Information über den Zykluszustand entnommen werden kann. Da es jedoch experimentell nie nachgewiesen wurde, sollte diese Frage an Stieren mit unterschiedlicher Vorgeschichte geprüft werden. Darüber hinaus interessierte es, ob ein Brunstgeruch der Kuh zu einer sexuellen Stimulierung des männlichen Tieres führt.

Material und Methodik

Acht institutseigene Stiere wurden bisher stets an einen fixierten Partner geführt und bekamen in jedem Fall die Möglichkeit, in eine künstliche Scheide zu ejakulieren. Eine Selektion begattungsbereiter Partner war für sie nicht erforderlich. Alle Tiere gehörten der Rasse „Deutsches Fleckvieh" an. Sie hatten ein Alter von 1½ bis 2½ Jahren.

Drei weitere Stiere wurden in landwirtschaftlichen Betrieben gehalten und kamen in freier Herdenhaltung zum Deckeinsatz. Jeder war bereits eine volle Weidesaison im Vorjahr sowie einen Monat des laufenden Jahres bei der Kuhherde gewesen. Zwei Tiere waren Fleckviehbullen im Alter von 2½ bis 3½ Jahren. Der dritte Stier gehörte der Rasse „Deutsche Schwarzbunte" an. Er hatte ein Alter von etwas mehr als 2 Jahren.

In einem Raum von 14×9 m wurden 2 nichtbrünstige Kühe in Sprungstände geführt, die gleichweit von der Einlaßtür entfernt standen. Jeder Kuh wurde ein Lappen von 35×30 cm vor die Anogenitalgegend unter den Schwanz gebunden. Die Lappen waren mit dem Harn einer hochbrünstigen bzw. einer nichtbrünstigen Kuh getränkt, der mit einem Katheter der Blase entnommen worden war. Nachdem jeweils 2 Stiere getestet worden waren, wurden die Lappen erneut so mit dem Harn befeuchtet, daß sie triefnaß waren.

Um die Ergebnisse nicht durch eine mögliche Seitenstetigkeit der Stiere zu verfälschen, wurden die Harnproben regelmäßig beim nächsten Versuch dem Standtier der anderen Seite aufgetragen. Die Stiere wurden vor Versuchsbeginn an beide Kühe geführt und konnten den harngetränkten Lappen jeweils etwa 30 Sek. beriechen. Unmittelbar darauf wurden sie zur Einlaßtür zurückgeführt und hier von der Führstange befreit. Sie waren jetzt lediglich an einem Seilsystem befestigt, das ungehinderte Fortbewegungen im Raum gestattete. Diese Art der Fixierung wurde bereits an anderer Stelle beschrieben (SAMBRAUS 1973). Als Nachweis für eine vollzogene Partnerwahl galt der Aufsprung. Danach, spätestens aber nach 10 Min., wurde der Versuch beendet. Die statistische Berechnung erfolgte nach MUDRA (1958).

Ergebnisse

Die institutseigenen Stiere gingen in der Regel rasch auf eine der Standkühe los, nachdem sie freigelassen worden waren. Wenn sie den Partner erreicht hatten, erfolgte an diesem nach flüchtiger Geruchskontrolle in jedem Fall der Aufsprung.

Ein Wechsel des Partners nach dem Beriechen kam bei dieser Gruppe niemals vor. Insgesamt wurde die Kuh mit dem Harn eines brünstigen etwas häufiger gewählt als die mit dem Harn eines nichtbrünstigen Tieres. Der Unterschied war jedoch nicht signifikant ($p > 0,05$; s. Tab.). Die 8 Stiere wurden aus versuchstechnischen Gründen unterschiedlich oft – 3- bis 13mal – zu den Tests herangezogen. Sie hatten keine

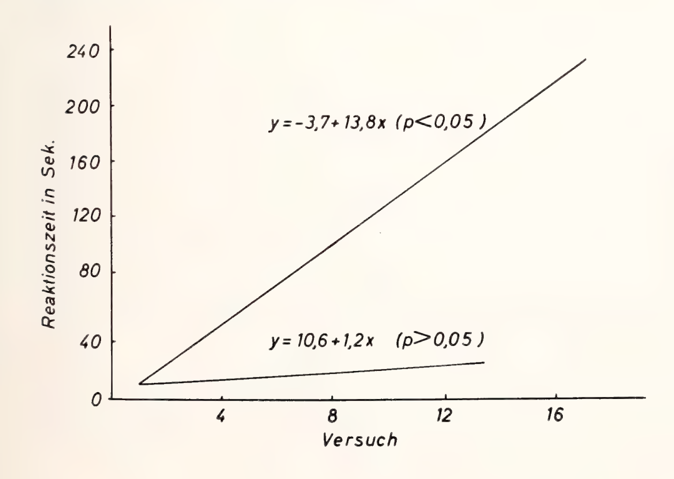
Tabelle

Ergebnisse von Wahlversuchen mit Stieren unterschiedlicher sexueller Erfahrung an Kühen mit verschiedenen Sexualdüften

Bisherige sexuelle Nutzung der Stiere	Aufsprünge auf den Partner mit Harn einer		p
	brünstigen Kuh	nichtbrünstigen Kuh	
freier Herdensprung	30	16	$< 0{,}05$
Spermagewinnung mit künstlicher Scheide	41	30	$> 0{,}05$

Ejakulationsmöglichkeit. Eine Belohnung, die zu einer positiven Konditionierung hätte führen können, wurde also nicht geboten. Dennoch wurden die Reaktionszeiten mit zunehmender Zahl der Tests nur geringfügig länger ($p > 0{,}05$; s. Abb.). Wenn die Kuh, die mit dem Harn eines brünstigen Rindes behaftet war, besprungen wurde, verging durchschnittlich von Versuchsbeginn bis zum Aufsprung eine Reaktionszeit von 17 Sek. Diese Spanne war nur unerheblich länger, wenn die Standkuh mit dem Harn eines nichtbrünstigen Rindes gewählt wurde (21 Sek.; $p > 0{,}05$).

Die 3 Stiere mit Herdenerfahrung wurden 17mal auf ihre Unterscheidungsfähigkeit geprüft. Dabei zeigten sie ein unterschiedliches Differenzierungsvermögen. Die 2 Deutschen Fleckviehstiere, die zeitweise gemeinsam, zeitweise abwechselnd in einer Herde von 35—40 Kühen gehalten wurden, besprangen das Tier mit dem Harn eines Rindes im Oestrus häufiger als den anderen Standpartner. Das Verhältnis der Aufsprünge betrug 11:6 bzw. 12:3. Der letztgenannte Stier verweigerte zweimal den Aufsprung in der gesetzten 10-Min.-Frist. Der dritte Stier besprang beide Kühe gleichoft, und zwar jede 7mal. In den übrigen 3 Tests blieb ein Aufsprung in der gesetzten Zeitspanne aus. Insgesamt besprang diese Stiergruppe die Kuh, die mit dem Harn einer brünstigen versehen war, signifikant häufiger als das andere Standtier (χ^2 — Test; $p < 0{,}05$). Die Reaktionszeiten wurden mit zunehmender Zahl der Tests länger (lineare Regression, $p < 0{,}05$). Während die Zeit vom Freilassen bis zum Aufsprung sich anfangs im Mittel nicht von der der institutseigenen Stiere unterschied, erreichte die Reaktionszeit später durchschnittliche Werte von fast 4 Min. (s. Abb.). In diese Beurteilung wurden Tests, in denen kein Aufsprung erfolgte, mit der maximalen Versuchszeit von 10 Min. miteinbezogen.



Änderung der durchschnittlichen Reaktionszeiten mit zunehmender Zahl der Versuche bei Stieren, die bisher sexuell unterschiedlich genutzt wurden. Obere Gerade: Stiere mit Erfahrung im freien Herdensprung; untere Gerade: Stiere, die ausschließlich zur künstlichen Spermagewinnung herangezogen wurden

Allen 3 Stieren fiel oftmals die Partnerwahl schwer. Sie gingen zunächst zu einer der Standkühe, berochen deren Anogenitalgegend und anschließend auch das übrige Integument. Wenn sie sich an der „pseudo-brünstigen" Kuh befanden, wandten sie sich danach häufig dennoch der anderen Kuh zu. Sie pendelten so mehrfach zwischen beiden Partnern hin und her oder machten — in der Mitte zwischen ihnen stehend — Friktionsbewegungen mit dem erigierten Penis. Geschlechtslust war also vorhanden. Es entstand der Eindruck, als genüge ihnen die geruchliche Information nicht, um eine der Kühe als brünstig zu bestimmen.

Jeder der 3 Stiere mit Herdenerfahrung hatte im Mittel eine längere Reaktionszeit, wenn er die Standkuh besprang, der ein Lappen mit dem Harn eines brünstigen Rindes vorgehängt worden war.

Diskussion

Stiere, die zur künstlichen Spermagewinnung herangezogen werden, können den fixierten Partner in jedem Fall bespringen und ejakulieren anschließend. Es erübrigt sich für sie, zwischen Partnern verschiedener Reizqualität zu unterscheiden, so daß auch deren Geruch unbedeutend ist. Von der Wahlmöglichkeit zwischen Kühen mit dem Harn eines brünstigen und eines nichtbrünstigen Rindes wird deshalb kein Gebrauch gemacht. Damit kann die Vermutung, daß Säugern die Kenntnis vom Brunstgeruch angeboren sei (Meyer-Holzapfel 1961), allerdings nicht widerlegt werden. Es ist denkbar, daß eine mögliche angeborene Kenntnis durch die Konditionierung überlagert wird.

Auf eine Konditionierung ist es gleichfalls zurückzuführen, daß die Reaktionszeiten der institutseigenen Stiere mit fortlaufender Versuchsdauer nicht zunahmen, obwohl die Stiere hier nicht ejakulieren konnten. Es kommt hinzu, daß von diesen Stieren zwischen den Versuchen regelmäßig Sperma gewonnen wurde.

Die abweichende Reaktion der Vatertiere mit Herdenerfahrung ist auf deren spezielle sexuelle Erfahrung zurückzuführen. Sie mußten jeweils die brünstigen Tiere heraussuchen, um eine Begattung vollziehen zu können. Daß diese Stiere die Kuh mit dem Harn einer brünstigen bevorzugt als Aufsprungpartner wählten, darf als Nachweis dafür angesehen werden, daß sich der Harn brünstiger und nichtbrünstiger Kühe im Geruch unterscheidet. Das Ergebnis war allerdings weniger eindeutig als erwartet. Dies kann mehrere Ursachen haben. Zum einen bot die Kuh, die mit dem Harn einer brünstigen versehen war, sicher nicht alle Reize eines Tieres im Oestrus vollständig. Das Verharren hinter ihr, das Beriechen der Haut sowie das Hin- und Herpendeln zwischen beiden Standpartnern weist darauf hin, daß die Information nicht eindeutig war.

Dieser Mangel und die fehlende Möglichkeit, bei gelungenem Aufsprung die Immissio penis zu vollziehen, führten zu einer negativen Konditionierung, die in der zunehmenden Dauer der Reaktionszeiten zum Ausdruck kam. Umgekehrt kann die erzwungene Duldung im Sprungstand der nichtbrünstigen Kuh den Eindruck erweckt haben, auch dieses Tier sei in einem brunstähnlichen Zustand. Das nicht ganz eindeutige Zahlenverhältnis spiegelt also gewisse Zweifel der Versuchstiere wider, die von der Unzulänglichkeit beider Partner herrühren. Die Versuchssituation wich eben doch von den gewohnten Bedingungen ab, was für derartige Versuche folgenschwer sein kann. Eine Stimulierung der Geschlechtslust durch den Brunstgeruch, die an der Verkürzung der Reaktionszeiten erkennbar sein müßte, war bei beiden Stiergruppen nicht zu bemerken.

Macmillan und Fielden (1964) führten Untersuchungen an Stieren durch, die zur Spermagewinnung herangezogen wurden. Sie stellten fest, daß diese nach erheblich kürzerer Zeit aufsprangen, wenn sie an eine brünstige statt an eine nichtbrünstige

Kuh als Partner geführt wurden. Der Wirkungsmechanismus blieb dabei jedoch unerkannt. Die vorliegenden Ergebnisse legen es nahe, den Geruch nicht als den entscheidenden Reiz anzusehen.

Zusammenfassung

Nichtbrünstigen Kühen des Hausrindes wurde ein Lappen vor die Anogenitalgegend gebunden, der mit Harn einer brünstigen bzw. nichtbrünstigen Kuh getränkt worden war. Stiere unterschiedlicher Zuchtnutzung durften im Zweifachwahlversuch eines dieser Tiere als Aufsprungpartner wählen.

Solche Bullen, die früher stets an einem fixierten Artgenossen für die künstliche Besamung ejakulieren durften, bevorzugten keinen der Partner. Anders reagieren Stiere, die bisher im Herdensprung brünstige Kühe nur nach vorheriger Selektion decken konnten. Sie besprangen überwiegend den Standpartner, der mit Harn einer brünstigen Kuh versehen war. Daraus wird geschlossen, daß sich der Harn brünstiger und nichtbrünstiger Kühe im Geruch unterscheidet. Die Ergebnisse lassen jedoch erkennen, daß das männliche Tier von der brünstigen Kuh noch weitere spezifische Reize empfängt.

Summary

The influence of the urine of oestrus cows on the libido of bulls

Rags, soaked in the urine of either non-oestrus or oestrus cows, were tied to the ano-genital region of non-oestrus domestic cows. In a double-choice experiment bulls that had been used for various purpuses in breeding were allowed to choose a mate.

Those bulls that previously had been used for artifical insemination, ejaculating while mounting a tied animal of the same species, showed no preference. However, those that were used to copulating only with oestrus cows they themselves had selected from the herd, reacted differently. They showed significant preference for the female marked with the urine of an oestrus cow.

This leads to the conclusion that the smell of the urine of in-oestrus cows differs from that of non-oestrus cows. The results show however, that the male receives other specific stimuli as well.

Literatur

Albl, P. (1966): Untersuchungen an Fettschwanzschafen bei natürlicher Haltungsweise in Südwestafrika; ein Beitrag zur Ethologie der Gattung *Ovis*. Diss. Gießen.

Beach, A. F.; Gilmore, R. W. (1949): Response of Male Dogs to Urine from Females in Heat. J. Mammology **30**, 391—392.

Carr, W. J.; Caul, W. F. (1962): The effect of castration in rat upon the discrimination of sex odours. Anim. Behav. **10**, 20—27.

Donovan, C. A. (1967): Some Clinical Observations on Sexual Attraction and Deterrence in Dogs and Cattle. Vet. Med./Small Anim. Clin. **62**, 1047—1051.

Grundl, G. (1956): Beobachtungen über die psychischen Brunsterscheinungen der weiblichen Rinder. Diss. Berlin.

Goerttler, V. (1945): Besserung der Fortpflanzungsergebnisse in der Rinderzucht durch natürliche Paarung. Tierärztl. Z. **2**, 19—34.

Hünermund, G. (1969): Das individuelle und soziale Verhalten von Rindern bei Kamphaltung in Südwestafrika — Eine ethologische Studie. Diss. Gießen

Kelley, R. B. (1937): Studies in fertility of sheep. C.S.I.R. Australia, Bull. No. 112.

Kerruish, B. M. (1955): The effect of sexual stimulation prior to service on the behaviour and conception rate of bulls. Brit. J. Anim. Behav. **3**, 125—130.

Le Magnen, J. (1952): Les Phénomènes olfacto-sexuels chez le rat blanc. Arch. Sci. Phisiol. **6**, 295—331.

Macmillan, K. L.; Fielden, E. D. (1964): The use of oestrus cows for the preparation of mature bulls prior to semen collection. Proc. V[th] Intern. Congr. Anim. Reprod. Artif. Insem., Trento, Bd. **4**, 225—235.

McHugh, T. (1958): Social Behaviour of the American Buffalo (*Bison bison bison*). Zoologica **43**, 1—40.

Meischner, W. (1963): Einige Probleme der Verhaltensforschung an Hausrindern. Zuchthyg., Fortpflanzungsstör. u. Bes. d. Haust. **7**, 146—160.

Meyer-Holzapfel, M. (1961): Homosexualität bei Tieren. Praxis **50**, 1266—1272.

MUDRA, A. (1958): Statistische Methoden für landwirtschaftliche Versuche. Berlin und Hamburg: Paul Parey.
SAMBRAUS, H. H. (1969a): Das Harnkosten des Rindes. Dtsch. Tierärztl. Wschr. **76**, 258—259.
SAMBRAUS, H. H. (1969b): Die Genitalkontrolle des Rindes. Dtsch. Tierärztl. Wschr. **75**, 165—171.
SAMBRUS, H. H. (1973a): Das Sexualverhalten der domestizierten einheimischen Wiederkäuer. Z. Tierpsychol., Beiheft 12.
SAMBRAUS, H. H. (1973b): Sexuelle Reaktion von konditionierten Stieren im Wahlversuch mit unterschiedlichen Deckpartnern. Zuchthygiene (im Druck).
SCHLOETH, R. (1961): Das Sozialleben des Camargue-Rindes. Z. Tierpsychol. **18**, 574—627.
WOHANKA, K. (1962): Beobachtungen bei der freien Paarung des Hausrindes. Zuchthyg., Fortpflanzungsstör. u. Bes. d. Haust. **6**, 315—336.
ZEEB, K. (1958): Paarungsverhalten von Primitivpferden in Freigehegen. Säugetierk. Mitt. **6**, 51—59.

Anschrift der Verfasser: Priv.-Doz. Dr. Dr. HANS HINRICH SAMBRAUS, Institut für Tierzucht, D - 8000 München 22, Veterinärstraße 13; G. H. WARING, Southern Illinois University, Dept. of Animal Industries, Carbondale/USA

Zum Trinkverhalten der Giraffengazellen (Gerenuk) (*Litocranius walleri* Brooke, 1878)

Von H. HAGEN

Eingang des Ms. 2. 1. 1974

In der Literatur herrscht keine Einigkeit über das Trinkverhalten der Gerenuks. Manche Autoren meinen, Gerenuks benötigen überhaupt kein Trinkwasser (DORST und DANDELOT 1973; SCHOMBER 1963, 1966), andere erwähnen, daß sie zumindest mehrere Tage ohne Wasser auskommen können (LEAKEY 1969; MENGES 1887). WALTHER vermutet, daß in Wassernähe wenigstens gelegentlich getrunken wird. Im Frankfurter Zoo tranken die dort gehaltenen Giraffengazellen niemals (Beobachtungszeit von 1956–1973 bei 23 Tieren; FAUST, R., pers. Mitteilung); RÜHMEKORF sah im Zoo Hannover einmal ein Männchen trinken (zit. n. SCHOMBER). Auch ILES hat gefangene Tiere beim Trinken gesehen. Während seiner langjährigen Feldstudien, die sich auch gezielt mit Gerenuks befaßten, hat LEUTHOLD (1970, 1971) niemals feststellen können, daß sie trinken. BURTON erwähnt 1972, daß keine Berichte darüber vorlägen.

Angesichts dieser offenen Frage scheint die folgende Beobachtung mitteilenswert: Am 5. April 1973 konnten zwei männliche Giraffengazellen im Buffalo-Springs-Reservat im nördlichen Kenia beim Trinken beobachtet und fotografiert werden (Abb. 1).

Auf einem geschotterten Fahrweg dieses Reservates hatten sich vom letzten Regen, der ein paar Stunden vor dieser Beobachtung niederging, Pfützen gebildet. Der Vorgang wurde aus 30 bis 40 m Entfernung durch Ferngläser der Vergrößerung 8×40 beobachtet. Zunächst trat aus dem dürren Gebüsch am Rande des Weges ein subadulter Bock. Das Tier ging planlos, scheinbar kein bestimmtes Ziel verfolgend, auf dem Wege hin und her. Dabei stieß es zufällig auf zwei Pfützen von etwa 70 cm

Z. Säugetierkunde 40 (1975) 54—57

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7



Abb. 1. Junge Gerenukböcke, von denen einer aus einer Pfütze trinkt (Buffalo-Springs-Reservat 1973)

Breite und jeweils 1,3 bzw. 2,5 m Länge. Der Bock neigte den Kopf zur Wasseroberfläche und beroch diese. In der exspiratorischen Phase dieses Schnüffelns erzeugte das Tier auf der unbewegten Wasseroberfläche kleine Wasserringe. Zunächst wurde das Wasser mit den Lippen nicht berührt. Dann folgten ein paar unschlüssige Schritte in Richtung auf den nächsten Busch. Nach wenigen Sekunden kehrte das Tier um und wiederholte das Schnüffeln an der Wasseroberfläche. Diesmal berührten nach wenigen Sekunden die Lippen das Wasser. Bei wieder hoch erhobenem Kopf leckte sich das Tier Wassertröpfchen von den Lippen. Nach ein paar weiteren Sekunden begann der Bock zu trinken. Dabei tauchte er die Lippen 1 bis 1,5 cm tief ein. Bei jetzt nicht mehr schnüffelnder, sondern gleichmäßiger Atmung waren deutlich Schluckbewegungen am Hals sichtbar. Besonders gut waren diese im Kehlbereich und im oberen Hals vorn zu erkennen. Inzwischen war ein weiterer, etwa gleichalter Bock dazugetreten, der zunächst genau wie der erste an der Wasseroberfläche schnüffelte und ebenfalls sofort trank. Auch hier konnten die Schluckbewegungen deutlich beobachtet werden. Beide Tiere tranken etwa 10 bis 20 Sekunden lang aus der einen Pfütze. Anschließend suchten beide die wenige Meter entfernte zweite, größere auf, berochen das Wasser, ohne jedoch zu trinken. Während dieser Beobachtungen konnte unser Auto von anfangs 40 auf jetzt 30 m heranfahren. Die Tiere wurden durch Fahrzeug oder Beobachter nicht sichtbar in ihrem Verhalten gestört. Sie verließen nach ein paar Minuten unschlüssig wirkenden Umherstehens den Weg und verschwanden im Busch. Der ganzjährig wasserführende Uaso Nyero fließt wenige hundert Meter von diesem Platz unserer Beobachtungen entfernt und dürfte innerhalb der Reichweite beider Jungböcke liegen. Es ist daher sehr wahrscheinlich, daß die Tiere schon früher Wasser kennengelernt hatten. Die Vorgänge sind dokumentiert durch Schwarzweiß-Fotos und Farb-Diapositive mit einer Kleinbild-Spiegelreflexkamera mit einer Brennweite von 400 mm.

Durch diese Beobachtungen kann belegt werden, daß Gerenuks zumindest gelegentlich trinken. Trotzdem wird man es als Ausnahme ansehen müssen, daß und wenn Gerenuks es überhaupt tun. Gazellen der Gattung *Gazella* pflegen in Trockengebieten nur ausnahmsweise zu trinken. Walther (1968) hat nur einmal einen Grant-Bock *(Gazella granti)* eindeutig Wasser aufnehmen sehen. Lamprey (1963) hat Dikdiks nie dabei beobachtet.

Tiere arider oder semiarider Gebiete müssen anatomische, physiologische und verhaltensmäßige Anpassungen an die Wasserarmut entwickeln. Dazu gehört zum Beispiel die Auswahl des bevorzugten Futters. Junge Triebe und Schößlinge von Bäumen und Büschen stellen die bevorzugten Nahrungspflanzen der Gerenuks dar (LEUTHOLD 1970). Die Nahrungssuche in den frühen Morgenstunden kann die Aufnahme von Wasser in Form von Tau an den Pflanzen begünstigen. An Trockengebiete angepaßte Tiere sind meist in der Lage, einen besonders konzentrierten Harn zu produzieren, also harnpflichtige Substanzen mit einem Minimum an Flüssigkeit zu eliminieren. Geringer Wassergehalt des Kotes und besondere Mechanismen in der Wärmeregulation stellen weitere physiologische Anpassungen an die Trockenheit dar (CLOUDSLEY-THOMPSON 1969). Im intermediären Stoffwechsel entstehen aus 100 Gramm Kohlehydraten mehr als 55 g Wasser.



Abb. 2. Gerenuk-Kitz, bei aufrechtstehender Mutter trinkend (Amboseli-Reservat 1973)

Noch eine andere Eigentümlichkeit des Trinkverhaltens der Gerenuks soll kurz mitgeteilt werden. Am 23. 9. 1973 konnte im Amboseli-Reservat, Kenia, im hügeligen Trockengebiet, nahe dessen nordöstlicher Begrenzung eine einzelne weibliche Giraffengazelle mit einem 6 bis 8 Monate alten Jungen beobachtet werden. Die Mutter weidete Laub von Dornakazien und richtete sich dazu mehrfach in typischer Gerenukweise auf die Hinterbeine auf. Auch das Kitz aß gelegentlich etwas Laub. Zunächst trank das Kind 20 bis 25 Sekunden lang in üblicher Säugehaltung; wobei Mutter und Kind parallel zueinander standen. Etwa 45 Minuten später trank das Kitz bei der auf die Hinterbeine aufgerichteten Mutter, ohne daß es von ihr daran gehindert wurde. Während dieses Säugens von 12 Sekunden blieb die Mutter aufgerichtet auf den Hinterbeinen stehen (Abb. 2). Die Beobachtung zeigt, daß die Gerenuks gelegentlich auch in einer für Ungulaten sonst nicht typischen Haltung säugen.

Zusammenfassung

Es wird berichtet und an Hand einer Fotografie dokumentiert, daß im Buffalo-Springs-Reservat in Nordkenia zwei junge Böcke der Giraffengazelle beim Trinken aus einer Wasserpfütze gesehen wurden. Offenbar liegt bisher noch keine Mitteilung vor, daß Gerenuks in Freiheit beim Trinken beobachtet worden sind. Ferner wird mitgeteilt und ebenfalls durch eine Fotografie belegt, daß ein Gerenuk-Kitz bei seiner auf den Hinterbeinen aufgerichteten, Laub weidenden Mutter trank.

Summary

On the drinking behaviour of the Gerenuk (Litocranius walleri Brooke, 1878)

It is reported and documented by a photograph that two young Gerenuk bucks have been seen in the Buffalo Spring Reserve in North Kenya drinking from a pool. Apparently, there is no information on hand so far that Gerenuks have been observed drinking in freedom. It is furthermore reported that a Gerenuk fawn was drinking by its mother which was standing on its hind legs feeding foliage.

Literatur

Burton, J. (1972): Animal of the African Year. Weert, Niederlande: Peter Lowe.

Cloudsley-Thompson, J. L. (1969): The Zoology of Tropical Africa, Weidenfeld und Nicolson, London.

Dorst, J.; Dandelot, P. (1973): Säugetiere Afrikas. Hamburg u. Berlin: Parey.

Iles, G. (1955): The Gerenuk or Giraffe—necked Gazelle. Intern. Zoo News, Wassenaar **2,** 5 (zit. nach Schomber).

Lamprey, H. (1963): Estimation of the large mammals densities, biomass and energy exchange in the Tarangire Game Reserve in the Massaisteppe in Tanganyika. East Afr. Wildlife Journ. **2,** 1—47.

Leaky, L. S. B. (1969): Animals of East Africa. Washington D. C.: National Geographic Society.

Leuthold, W. (1970): Preliminary observations of food habits of gerenuks in Tsavo National Park, Kenya. East Afr. Wildl. Journ. **8,** 73—84.

— (1971): Freilandbeobachtungen an Giraffengazellen *(Litocranius walleri)* im Tsavo-Nat.-Park Kenia. Z. Säugetierkunde **36,** 19—37.

Menges, J. (1887): Zoolog. Garten **28,** 54—59.

Morris, D. (1965): The Mammals. Widow: Hodder and Stoughton.

Schomber, H. W. (1963): Beiträge zur Kenntnis der Giraffengazelle *(Litocranius walleri* Brooke, 1878) Säugetierkundl. Mitt. **11,** 1—44.

— (1966): Giraffengazelle und Lamagazelle. Neue Brehm-Bücherei **358.** Wittenberg: Ziemsen.

Walther, F. (1968): Das Verhalten der Gazellen. Neue Brehm-Bücherei **373.** Wittenberg: Ziemsen.

— (1973): pers. Mitt.

Walker, E. P. (1968): Mammals of the world. Vol. II. Baltimore: John Hopkins Press.

Anschrift des Verfassers: Dr. Horst Hagen, D-2148 Zeven, Bremer Straße 16

Sightings of whitenose dolphins, *Lagenorhynchus albirostris* (Gray) in Danish waters

By Birgitta Amundin and M. Amundin

Receipt of Ms. 18. 3. 1974

The whitenose dolphin is seldom seen in Danish waters. Except for some scarse information from catchings and a few open sea observations (Jonsgård 1962; Jonsgård and Christensen 1968), very little is known about its biology. Besides this, most papers on this species deal with strandings, and readers should be referred to the excellent review of Schultz (1970). According to this author there have been only 29 strandings between 1862 and 1966 in Denmark.

In june 1971, whitenose dolphins were spotted in the Little Belt, separating the island of Funen from Jutland. The dolphins were dwelling in the area between two pillar-supported bridges that cross the Belt (fig 1). The school was estimated to contain 4 animals at the most. They split up in sub-groups of 2–3 animals, which were observed in the area intermittently for about two weeks.

Once, when approached by a slowly drifting boat, one of the greater animals departed from the others and slowly passed by the boat at a distance of about 5 meters and a depth of 3–4 meters. He was giving the impression that he was visually inspecting the boat.

There was a marked difference in the size of one of the animals and the others. This was seen not only on the size of the dorsal fin, but also on the portion of the back, that became visible during blowing. Because of the large dorsal fin of this

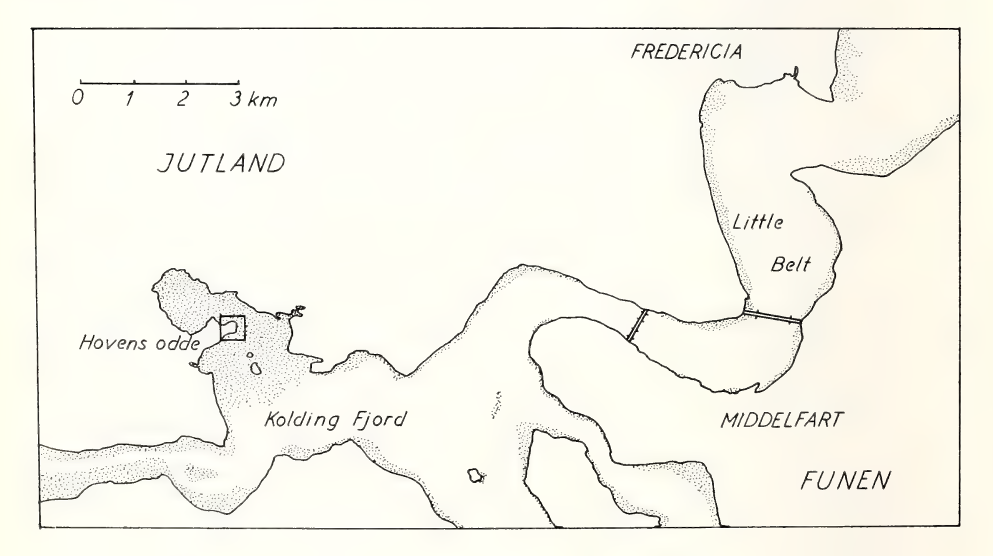


Fig. 1. Map over the area where the animals were observed. The location of the stranded animal is indicated with an open square. The dotted areas mark roughly the waters within the 3 meter depth line.

Z. Säugetierkunde 40 (1975) 58—59

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

species and the comparably slow rolling during surfacing, the school was easy to spot and to follow. Accurate identification of the species could be made from photos and from a double-8 movie film, where the white snout of one of the animals could be seen.

In december 1972 a lone dolphin was spotted in the waters around the entrance of Kolding Fjord (fig 1). At that time the species could not be determined, but a few days later a whitenose dolphin was found in shallow water at Hovens Odde in Kolding Fjord (fig. 1). The animal was not actually stranded, but was laying more or less motionless about 100 meter off shore. The water depth was around 1 meter, and at the occasion the water was covered with very thin ice. The animal did not make any attempt to escape when approached by humans, although nothing could be found preventing it from swimming away. It also accepted to be seized in the dorsal fin and petted on the back. It showed to be a female with a length of 243 cm. The apparently bad general condition of the animal led to the conclusion that it was best to euthanatize it.

References

JONSGÅRD, Å. (1962): On the Species of Dolphins Found on the Coast of Northern Norway and in Adjacent Waters. Norsk Hvalfangst-Tidende **1**, 1—13.

JONSGÅRD, Ä.; CHRISTENSEN, J. (1968): A Preliminary Report on the Haröybuen Cruise in 1968. Norsk Hvalfangst-Tidende **6**, 174—175.

SCHULTZ, W. (1970): Über das Vorkommen von Walen in der Nord- und Ostsee (Ordn. Cetacea). Zool. Anz. **185**, 172—264.

Authors' address: Cand. phil. BIRGITTA AMUNDIN, cand. phil. MATS AMUNDIN. The Marine Bio-Acoustic investigations, Odense University, DK - 5000 Odense

BEKANNTMACHUNG

Protokoll über die Mitgliederversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde e. V. am 24. September 1974 im Marmorsaal der Zoologischen Gesellschaft von Antwerpen, Koningin Astridplein 26

Der 1. Vorsitzende, Herr FRICK, eröffnete die Versammlung um 17.00 Uhr.

1. Die Tagesordnung wird angenommen.
2. Herr KUHN verliest den Bericht über das abgelaufene Geschäftsjahr 1973:

   Im Berichtsjahr erschien der 38. Band der Zeitschrift für Säugetierkunde mit 384 Seiten in 6 Heften.

   Die verstärkte Mitgliederwerbung der letzten Jahre machte sich in einem Anwachsen der Mitgliederzahl, aber auch in einer verstärkten, die Geschäftsstelle belastenden Mitgliederbewegung bemerkbar. 42 Neuaufnahmen standen 9 Austritte gegenüber, so daß sich ein Stand von 637 ergibt. Durch den Tod verlor die Gesellschaft ihr langjähriges Mitglied Dr. GÜNTHER MELCHIOR aus Straubing.

   Studentische Mitglieder werden dringend gebeten, neben ihrer Semester- auch ihre Heimatanschrift anzugeben.

Vom 1. bis 5. 10. 1973 hielt die Gesellschaft ihre 47. Hauptversammlung in Erlangen und Nürnberg ab. Über 100 Mitglieder und Gäste vereinten sich zu 37 wissenschaftlichen Vorträgen, Demonstrationen und Filmvorführungen im I. Zoologischen Institut der Universität Erlangen, folgten einer Einladung des Tiergartens der Stadt Nürnberg und nahmen zum Teil an einer ganztägigen paläontologischen Exkursion nach Solnhofen teil. Am Ende des Berichtsjahres wurde die Geschäftsstelle von Frankfurt am Main nach Göttingen verlegt.

3. Herr GORGAS erläutert den Kassenbericht für das Geschäftsjahr 1973.
4. Herr VON LEHMANN verliest den Bericht der Kassenprüfer.
5. Der Antrag auf Entlastung des Schatzmeisters wird einstimmig, der Antrag auf Entlastung des Vorstandes bei 4 Enthaltungen angenommen.
6. Als Kassenprüfer für das Jahr 1974 werden wieder die Herren ENGLÄNDER und VON LEHMANN, als ihr Vertreter Herr ROER neu gewählt.
7. Bei einer Enthaltung wird der Antrag von Herrn FRICK angenommen, den Beitrag 1975 wie folgt festzusetzen:

Reguläre Mitglieder	50,– DM
Studentische Mitglieder	25,– DM
Ehefrauen von Mitgliedern	5,– DM

Mit der Erhöhung der Beiträge wird den gestiegenen Kosten für die Herstellung der Zeitschrift für Säugetierkunde Rechnung getragen. Gemessen am Preis für freie Abonnenten (148,– DM) bleibt der Mitgliederbeitrag gering.

8. Einstimmig wird der Vorschlag angenommen, die nächste Jahrestagung – einer Einladung von Herrn PSENNER folgend – vom 8. bis 12. September 1975 in Innsbruck abzuhalten.

Die Mitglieder bekunden ferner ihre Geneigtheit, die 50. Jahrestagung 1976 am Gründungsort der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde in Berlin abzuhalten.

9. a. Die Mitglieder werden gebeten darauf hinzuwirken, daß der Termin der nächsten Jahrestagung unserer Gesellschaft überall dort rechtzeitig bekannt wird, wo Überschneidungen mit konkurrierenden Veranstaltungen eintreten könnten, die nach Möglichkeit vermieden werden sollen.

b. Die Frage wird diskutiert, wieweit auf den Jahrestagungen gehaltene Vorträge als „Abstracts" publiziert werden sollten. Herr KUHN erklärte sich bereit, zum 1. 1. 1975 per Rundschreiben zum Einreichen der geplanten Vorträge in einer Kurzform und zu einem Termin aufzufordern, die es gestatten, sie zur Tagung für die Teilnehmer und für einige spezielle Interessenten zu vervielfältigen.

Die Sitzung endete um 17.50 Uhr.

Prof. Dr. H. FRICK	Prof. Dr. H.-J. KUHN	Prof. Dr. J. NIETHAMMER
1. Vorsitzender	Geschäftsführer	Schriftführer

Protokoll zur Mitgliederversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde e. V. am 2. Oktober 1973 im Hörsaal des I. Zoologischen Instituts der Universität Erlangen-Nürnberg, Erlangen, Universitätsstraße 19

Der 1. Vorsitzende, Herr FRICK, eröffnet die Versammlung um 17.00 Uhr. Anwesend sind 52 Mitglieder der Gesellschaft.

1. Die Tagesordnung wird angenommen.

2. Herr KUHN verliest den Bericht über das abgelaufene Geschäftsjahr (1972):
   Die Geschäftsstelle wurde Anfang 1972 von Berlin nach Frankfurt verlegt. An der vom 2. bis 6. Oktober 1972 in Köln abgehaltenen 46. Hauptversammlung der Gesellschaft nahmen 130 Mitglieder und Gäste aus 9 Ländern einschließlich der USA und der Sowjetunion teil.

   Vom Verbandsorgan der Gesellschaft, der „Zeitschrift für Säugetierkunde" erschien im Jahre 1972 der 37. Band in 6 Heften mit 384 Seiten.

   Die Zahl der Mitglieder am 28. September 1973 betrug 594. Durch den Tod verlor die Gesellschaft seit der letzten Hauptversammlung vier Mitglieder:

   Dr. RICHARD GERLACH, Hannover
   Dr. U. SCHINDLER, Dransfeld
   Prof. Dr. ERWIN STRESEMANN, Berlin
   Prof. Dr. OTTO VEIT, Köln.

   Die zur Zeit eingeschriebenen Mitglieder verteilen sich wie folgt:

	28. 9. 1973	15. 9. 1972	15. 8. 1971
Bundesrepublik Deutschland	409	371	334
Ausland	185	169	171
	594	540	505

   Sehr herzlich dankt die Gesellschaft dem Verband Deutscher Biologen und der Deutschen Ornithologen-Gesellschaft, die sich bereit erklärten, ein vom Verlag Paul Parey zur Verfügung gestelltes vierseitiges Faltblatt mit Informationen über die Gesellschaft für Säugetierkunde und Anmeldekarten an ihre Mitglieder zu versenden. Die Gesellschaft dankt ferner allen Mitgliedern und Freunden für ihre bereitwillige und uneigennützige Hilfe und hofft, daß der kollegiale Zusammenhalt der an der Säugetierkunde Interessierten auch in Zukunft erhalten bleibt.
3. Herr GORGAS erläutert den Kassenbericht und bittet um pünktliche Zahlung der Jahresbeiträge.
4. Herr VON LEHMANN verliest den Bericht der Kassenprüfer.
5. Die Anträge auf Entlastung von Schatzmeister und Vorstand werden einstimmig angenommen.
6. Als Kassenprüfer für das Jahr 1973 werden wiederum die Herren ENGLÄNDER und VON LEHMANN, als Stellvertreter Herr AMTMANN einstimmig gewählt.
7. Der Antrag von Herrn FRICK, den Mitgliedsbeitrag für 1974 unverändert auf 40,– DM festzusetzen, wird einstimmig angenommen.
8. Frau GIJZEN und Herr VAN DEN BERGH halten ihre bereits im Vorjahr ausgesprochene Einladung, die 48. Hauptversammlung vom 23. bis 27. September 1974 in Antwerpen abzuhalten, aufrecht. Die Versammlung nimmt diese Einladung einstimmig an.
9. In Vertretung der Herren RÖHRS und SCHLIEMANN teilt Herr HERRE mit, die Zeitschrift für Säugetierkunde sei bereits bis fast Ende 1974 mit Beiträgen ausgebucht. Seiner Anregung, die Schriftleiter sollten formal schlecht abgefaßte Manuskripte ohne Konsultation der Herausgeber zurückweisen, stimmt die Versammlung zu.
10. Herr HERRE stellt den Antrag, die Gesellschaft möge sich aktiv für den Schutz von Fischotter und Seehund einsetzen. Die Versammlung stimmt folgender Resolution einstimmig zu:
    „Mitglieder der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde haben in der letzten Zeit Erhebungen angestellt, welche besagen, daß Arten aquatiler europäischer Säugetiere wie Fischotter und Seehund durch Veränderungen von Gewässern in

ihrem Bestand auf das äußerste bedroht sind. Die Deutsche Gesellschaft für Säugetierkunde bittet die führenden internationalen Organisationen des Naturschutzes IUCN und WWF, der Erhaltung dieser bemerkenswerten Säugetiere besondere Aufmerksamkeit zu widmen und eine internationale wissenschaftliche Zusammenarbeit zu organisieren, welche das Aussterben dieser Arten abzuwenden geeignet ist. Die Deutsche Gesellschaft für Säugetierkunde ist bereit, bei dieser Arbeit die Kräfte ihrer Mitglieder mit einzusetzen."

11. Herr KUHN teilt mit, daß bis Ende 1974 auf fotomechanischem Wege ein neues Mitgliederverzeichnis erstellt und verteilt werden soll.
12. Herr GEORGI regt an, Möglichkeiten der Erweiterung der Zeitschrift für Säugetierkunde auf 8 Hefte pro Jahr zu prüfen.

Die Sitzung endet um 17.35 Uhr.

Prof. Dr. H. FRICK	Prof. Dr. H.-J. KUHN	Prof. Dr. J. NIETHAMMER
1. Vorsitzender	Geschäftsführer	Schriftführer

SCHRIFTENSCHAU

GENOWAYS, H. H.: **Systematics and Evolutionary Relationships of Spiny Pocket Mice, Genus *Liomys*.** Special Publications the Museum Texas Techn. University No 5. Lubbock, Texas: Texas Techn. Press 1973. 368 S., 66 Abb., 49 Tab. Kt. $ 7,00.

7186 Bälge und Schädel bilden die Grundlage einer Revision der Heteromyiden-Gattung *Liomys*, die im südlichen Nordamerika und in Mittelamerika habituell altweltliche Muriden vertritt. Verwendet wurden neben den gängigen Körpermaßen 10 Schädelmaße, einige qualitative Schädelmerkmale und durch Remissionsmessungen ermittelte Fellfarbwerte. Außerdem wurden die Morphologie der Molaren, der Penes, der Bacula, der Spermien, der Hinterfußsohlen und der Pterygoidregion des Schädels, die Karyogramme und Fortpflanzungsparameter untersucht und zusammen mit einer Liste der Parasiten zur Beurteilung der Taxonomie herangezogen. Bei den Maßen wurden zuvor die Altersabhängigkeit (Beziehungen zu Stadien zunehmender Molarenabkauung), Geschlechtsunterschiede und Restvariation innerhalb einzelner Populationen („individuelle Variation") überprüft und bei dem Vergleich zwischen Populationen und Arten berücksichtigt. Eine multivariate Analyse führte sodann zu phenetischen Abständen zwischen den Populationen. Damit konnte die geographische Merkmalsprogression innerhalb der Arten verfolgt werden. Mit Hilfe einer Diskriminanzanalyse konnte in fraglichen Populationen geklärt werden, ob eine oder mehr Arten repräsentiert und wie sie einzuordnen waren.

Als Ergebnis blieben von bisher anerkannten 11 Arten nur 4 valide, eine weitere wurde neu entdeckt. Außerdem liegen nun gut begründete Unterartgliederungen und Verbreitungskarten vor. Ein Dendrogramm für die Arten und das nächstverwandte Genus *Heteromys* ergibt mit der bekannten Verbreitung und Klimageschichte eine plausible Hypothese über die Evolution von *Liomys*, die sich mangels Material paläontologisch bisher aber nicht weiter überprüfen läßt.

Den Europäer wird der spezielle Fall weniger interessieren. Die Art der Darstellung, die Vielseitigkeit der Methoden und verwendeten Merkmale, die vortreffliche Organisation und Auswertung der Daten sind jedoch mustergültig und nachahmenswert. Als methodisches Vorbild kann das Studium dieser Arbeit jedem Säugetier-Taxonomen empfohlen werden.

J. NIETHAMMER, Bonn

Nickel, R.; Schummer, A.; Seiferle, E.: **The Viscera of the Domestic Mammals.** Translated and revised by W. O. Sack. Hamburg und Berlin: Paul Parey 1973. XVI, 408 pp. 559 ill., some in color, in the text and on 13 plates. Cloth binding 130,– DM.

For a long time the scientists, practioners and students of veterinary medicine in the German speaking countries used the one volume book written by Ellenberger and Baum: „Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere“ as a study basis, which was published already in the 1st edition in 1822 and in the 13th edition in 1912. Almost the same circumstances existed in the English speaking countries. Although in this case several good anatomy textbooks on the various domestic species were available in which, however, the comparative aspect was missing, the veterinarians were left to the one volume book: "Anatomy of Domestic Animals" written by Swisson and Grossman, which was published in the 1st edition in 1910 and in the 4th edition in 1958. Therefore the new and enlarged knowledge made an extensive, revised edition within the veterinary anatomy necessary.

So the internationally known anatomists Richard Nickel (Hannover), August Schummer (Gießen) and Eugen Seiferle (Zürich) started working on their „Lehrbuch der Anatomie der Haustiere“. At first it was planed as a three volume book but it soon had to be expanded into five volumes. Up to now, Vol. I: "Bewegungsapparat", Vol. II: "Eingeweide" and Vol. V: "Anatomie der Hausvögel" have been published. Vol. IV: "Sinnesorgane, endokrine Drüsen und Nervensysteme" is already in print and Vol. III: "Kreislaufsysteme, Blut- und Lymphgefäßsysteme, Haut und Hautorgane einschließlich Zehenendorgane, Milchdrüsen" is in preparation, and is supposed to appear in 1975. Accordingly, an extensive, modernized textbook of veterinary anatomy will soon be available in the German language, where as for the English speaking veterinarians, the analogous study basis is still incomplete. Therefore this translation of Nickel, Schummer, Seiferle Vol. II is to be welcomed, especially because this volume is without doubt the most important for the practioner.

Wolfgang Otto Sack, born in Germany, studied in Great Britain, Canada and the USA, now professor of anatomy at the New York State University College of the Cornell University in Ithaka and an internationally known veterinary anatomist seems to be especially suited for the translation. In agreement with the authors, he has revised the 2nd edition from 1967 and has changed the anatomical nomenclature according to the "Nomina Anatomica Veterinaria" from 1972.

The book deals with the viscera of dog, cat, pig, ox, goat, sheep and horse in 4 large chapters. After a general survey of the body cavities, each of the chapters on digestive system, spleen, respiratory system and urogenital system are generally and comperatively discussed. Each chapter is also followed by a bibliography. The partly colored pictures must be particularly emphazised as they increase the understanding of the text.

In the words of the translator the hope should be expressed "that this book will be as well received as the original German edition", especially because in addition to the veterinarians also scientists of mammalogy may take an interest in it. D. Kruska, Hannover

Kaiser, Hans E.: **Morphology of the Sirenia.** A Macroscopic and X – Ray Atlas of the Osteology of Recent Species. Basel: S. Karger 1973. VIII + 76 p., 64 plates comprising 197 single illustrations. 90,– DM.

Das vorliegende Buch ist ein deskriptiver, osteologischer Atlas der drei Sirenengattungen *Hydrodamalis, Dugong* und *Trichechus.* In 197 Einzelabbildungen (Photos und Röntgenbilder) werden das Skelet und seine einzelnen Teile vorgestellt. Die Erläuterungen beschränken sich leider auf die allernotwendigsten Abbildungslegenden. Eine Auswertung des reichen und schönen Materiales nach taxonomischen, vergleichend morphologischen oder funktionellen Gesichtspunkten wäre von großem Nutzen gewesen. Sie erfolgte nicht. Die Beschriftung der mannigfachen in den Abbildungen gebotenen Einzelheiten ist höchst ungleichmäßig und versagt zumeist, wenn es sich um subtile Besonderheiten handelt. Es fragt sich, was es dem Benutzer nutzt, wenn auf plate 26 (7 zu 8,5 cm) nicht weniger als 24 Einzelknochen eines zerlegten juvenilen Dugongschädels abgebildet werden, zumal die Beschriftung fehlt und die Bestimmung der Einzelknochen bei dieser Art der Darstellung selbst dem Geübten kaum möglich ist.

Das Buch mag dem Spezialisten gelegentlich eine nützliche Hilfe sein. Einer weiteren Verbreitung stehen die erwähnten Mängel und der sehr hohe Preis entgegen.

D. Starck, Frankfurt/Main

LEYHAUSEN, P.: **Verhaltensstudien an Katzen.** Heft 2 der Schriftenreihe „Fortschritte der Verhaltensforschung — Advances in Ethology". Beiheft 2 zur „Zeitschrift für Tierpsychology — Supplement 2 to Journal of Comparative Ethology". 3., völlig neubearbeitete Auflage. Berlin und Hamburg: Verlag Paul Parey 1973. 232 S., 119 Abb. Kart. 54,— DM.

Seit Erscheinen der ersten Auflage dieses Buches sind die Kenntnisse zum Verhalten der katzenartigen Raubtiere erheblich erweitert worden, so daß eine Neubearbeitung unumgänglich erschien. Nach wie vor ist das Verhalten der Hauskatze Hauptthema geblieben, doch finden auch die übrigen Vertreter der Familie ausreichende Berücksichtigung.

Es ist das Ziel des Autors, der Evolution komplexer Verhaltenssysteme nachzuspüren, das Ineinanderwirken der verschiedenen Faktoren und ihren jeweiligen Anteil am Ergebnis in der Ontogenie dieser Systeme weiter aufzuklären und die Kausalbeziehungen des aktuellen Verhaltensablaufs näher zu analysieren. Weiterhin versucht er, aus den gewonnenen Ergebnissen das Katzenspezifische zu eliminieren und das allgemein Säugertypische so herauszuarbeiten, daß es zur Aufklärung auch des menschlichen Verhaltens beizutragen vermag. Schließlich möchte er physiologisch oder pharmakologisch tätigen Forschern, die Katzen als Versuchstiere verwenden, das Wesen und die Ausdrucksmöglichkeiten der Katzen näherbringen, um dadurch Möglichkeiten zu schaffen, Resultate sicherer und reicher auszuwerten.

Das Buch ist in zwei große Abschnitte untergliedert. Im ersten Teil wird das Verhalten der Katzen zur Beute behandelt. Dabei werden u. a. die Verhaltensweisen bei der „Annäherung an die Beute", beim „Ergreifen und Töten der Beute" und beim „Anschneiden" und „Verzehren" beschrieben. Weiterhin sind richtende und auslösende Faktoren berücksichtigt worden. Ausführlich geht der Verf. auch auf die ontogenetische Entwicklung einzelner Verhaltensweisen ein.

Im zweiten Teil des Buches werden verschiedene soziale Verhaltensweisen behandelt, wobei das „Aggressionsverhalten", das „Revierverhalten", das „Sexualverhalten" und die „Jungenaufzucht" einen breiten Raum einnehmen. Ein umfassendes Literatur- und Sachverzeichnis bildet den Abschluß dieses Werkes, das uneingeschränkt empfohlen werden kann.

R. LÖHMER, Hannover

v. TREUENFELS, C. A.: **Solange sie noch leben.** Aktueller Report aus freier Wildbahn. Über 250 Aufnahmen vom Verfasser. München: Karl Thiemig 1973. 38,— DM.

Dieses Buch ist kein Fachbuch im üblichen Sinne, und trotzdem wird es mancher Fachmann mit Gewinn zur Hand nehmen. Es gibt einen guten Überblick über die heutige „Situation" der heimischen Säugetier- und Vogelfauna, die sich in den vergangenen zwei Jahrzehnten in z. T. erschreckendem Maße verändert bzw. verringert hat. Das Buch bleibt aber nicht bei der Aufstellung dieser Bilanz stehen, sondern versucht Mittel und Wege eines modernen Naturschutzes aufzuzeigen. Außerdem wird man feststellen, daß auf Grund der sehr intensiven langjährigen Beobachtungen des Verfassers manch neues Detail aus dem Leben unserer Säugetiere und Vögel mitgeteilt wird. Auf die ausgezeichneten Aufnahmen dieses bekannten Tierfotografen braucht wohl kaum besonders hingewiesen zu werden. W. SCHULTZ, Kiel

KLUG, H.: **Hormone und Enzyme.** Die Neue Brehm-Bücherei, 262. Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag 1971. 215 pp., 75 Abb., 2. erw. Aufl. 12,50 DM.

Der Band gibt einen Überblick über Hormone und Enzyme, die als Regulatoren und Katalysatoren eine entscheidende Rolle im Organismus spielen. Er vermittelt Grundlagen der allgemeinen Endokrinologie und Enzymologie. Zunächst werden die einzelnen Hormone betrachtet, wobei auf den Bau und die Funktion der endokrinen Organe, die Biogenese der Hormone, ihren Stoffwechsel und die hormonale Regulation eingegangen wird. Physiologische Wirkungen und Beispiele zu Störungen im Hormonhaushalt werden angeführt. Außer den Hormonen der endokrinen Drüsen werden die Gewebshormone kurz behandelt. Generell werden die Hormone der Wirbeltiere ausführlicher dargestellt als die der Wirbellosen. In einem abschließenden Kapitel werden die wesentlichsten Eigenschaften der Enzyme beschrieben, sowie ihr Wirkmechanismus und ihre intrazelluläre Verteilung dargestellt. Eine Einteilung der Enzyme ist beigefügt. Die Ausführungen werden durch eine Anzahl von Abbildungen ergänzt.

I. SAUERBIER, Hannover

Verhaltensstudien an Katzen

Von Prof. Dr. Paul Leyhausen, Wuppertal. Heft 2 der Schriftenreihe „Fortschritte der Verhaltensforschung/Advances in Ethology"; Beihefte zur „Zeitschrift für Tierpsychologie". 4. Auflage. 1975. 232 Seiten, 119 Abbildungen. Kartoniert 48,– DM; für Bezieher der „Zeitschrift für Tierpsychologie" 43,20 DM

Nur wenige Monate nach Vorliegen der 3. Auflage folgt bereits die nächste Auflage: Ein großer Erfolg dieses Standardwerkes über das Verhalten der Katzen.

Die katzenartigen Raubtiere nehmen hinsichtlich ihrer Entwicklungshöhe eine Art Mittelstellung zwischen den niedersten und den höchstentwickelten Säugetieren ein. Die Untersuchung der Jugendentwicklung und – mit Hilfe der vergleichenden Methode – der Stammesgeschichte ihres Verhaltens ebenso wie der Ursachenverknüpfung des jeweiligen Verhaltensablaufs erscheint daher geeignet, Aufschlüsse auch über die Entstehungsgeschichte der Verhaltenssysteme, vor allem der Antriebs- und Sozialsysteme, der höchsten Säuger einschließlich des Menschen zu geben.

Der Autor, der seit über 30 Jahren die Geschichte der Katzen zu erforschen bemüht ist, hat auf Reisen nach Japan, USA, Indien, Ceylon und Afrika vergleichende Untersuchungen an Hauskatzen, Schleichkatzen und katzenartigen Raubtieren sowohl in zoologischen Gärten als auch im Freiland durchgeführt.

Obwohl nach wie vor das Verhalten der Hauskatze Hauptthema ist, nehmen vergleichende Darstellungen einen breiten Raum ein und ermöglichen besser als zuvor, die wahrscheinliche phylogenetische Entwicklung einzelner Verhaltenssysteme zu verfolgen.

Tiere untereinander

Formen sozialen Verhaltens. Von Prof. Dr. Nikolaas Tinbergen, Oxford. Übersetzt von Prof. Dr. Otto Koehler, Freiburg i. Br. 3. Auflage. 1975. 158 Seiten mit 84 Abbildungen im Text und auf 8 Tafeln. Kartoniert 24,– DM

Dieses flüssig und gefällig geschriebene Buch, das eine große Anzahl reizvoller und aufschlußreicher Abbildungen enthält, eröffnet dem Leser tiefe und oft überraschende, ja erheiternde Einblicke in das Zusammenleben von vielerlei sehr verschiedenartigen Tieren, in seine Ursachen und Wirkungen. Wer auch immer – aus Beruf oder Neigung – den Rätseln der Natur nachspürt, wer als Freund und Kenner von Tieren ihre oft schwer verständlichen Verhaltensweisen zu ergründen sucht, wird dieses Buch mit Gewinn und Genuß lesen.

Verfasser und Übersetzer sind als führende Vertreter der vergleichenden Verhaltensforschung bzw. Tierpsychologie weltbekannt. Das gibt dem vorliegenden Buch sein besonderes Gewicht; es enthält Ergebnisse exakter wissenschaftlicher Untersuchungen, die auf einer Fülle planmäßiger Beobachtungen und Versuche im Freiland, an in Gefangenschaft gehaltenen Tieren und im Laboratorium beruhen. Diese Tatsache erhebt das Buch zu einer Dokumentation der Naturforschung. Es legt den heutigen Stand gesicherten Wissens dar und regt zugleich auch den Liebhaber an, die Wissenschaft durch eigene Beobachtungen zu ergänzen und zu vervollkommnen. Hierzu gibt der Verfasser in einem besonderen Kapitel genaue Anweisungen, wie und mit welcher Ausrüstung man Tiere in freier Wildbahn studieren kann.

„Die Tiersoziologie verdankt hier der Methode der vergleichenden Verhaltensforschung eine Fülle neuer Erkenntnisse und Anregungen. Einige dieser genau untersuchten Beispiele greift der Verfasser heraus, um einleitend den normalen jahreszeitlichen Ablauf sozialen Verhaltens zu zeigen. Es ist erstaunlich, welche Fülle von Tatsachen in so übersichtlicher und leicht lesbarer Form in dem durchaus nicht umfangreichen Werk verarbeitet wurden." *Berichte über die gesamte Biologie*

VERLAG PAUL PAREY · BERLIN UND HAMBURG

Wild in Gehegen

Haltung, Ernährung, Pflege, Wildnarkose. Herausgegeben von Hans-Heinrich M. Hatlapa, Großenaspe, und Dr. Heinrich III Prinz Reuss, Linz. Unter Mitarbeit von Prof. DDr. DDr. h. c. Johannes Brüggemann, München; Dr. Ute Drescher-Kaden, München; Dr. Erik Eriksen, Kopenhagen; Prof. Dr. Rudolf Fritsch, München; Hans-Heinrich M. Hatlapa, Großenaspe; Prof. Dr. Wilhelm Jahn-Deesbach, Gießen; Prof. Dr. Erich Kutzer, Wien; Dr. Heinrich III Prinz Reuss, Linz; Forstdir. Dr. Herbert Tomiczek, Wien; Dr. Klaus Zeeb, Freiburg i. B., 1974. 123 Seiten, 73 Abbildungen im Text und auf 16 Tafeln, 12 Tabellen. Leinen 42,– DM

Einem geschichtlichen Rückblick auf Wildkoppeln und Tiergärten, insbesondere den Lainzer Tiergarten, schließen sich Überlegungen zur Anlage und Ausstettung von Wildgehegen an. Ein besonderes Kapitel gilt den rechtlichen Haltungsproblemen. Unter Auswertung neuester ernährungsphysiologischer Erkenntnisse und unter Hinweis auf den Wert von Äsungsflächen wird die Fütterung von Wild in Gehegen behandelt. Nicht weniger bedeutsam sind Gedanken zur Gatterhygiene, die sich vor allem auf prophylaktische und therapeutische Maßnahmen zur Eindämmung parasitärer Erkrankungen beziehen. Praxisnahe Anregungen für den Fang von Wild- und Gattertieren sowie zu ihrer schonenden Behandlung bei Transport und Eingewöhnung berücksichtigen auch neuzeitliche Immobilisationstechniken und artspezifische Narkoseverfahren. Wegen der Breite und Vielschichtigkeit der behandelten Themen erscheint das Buch als Gemeinschaftswerk von zehn Autoren, die sich als Experten der Tiermedizin, der Verhaltensforschung, der Ernährungsphysiologie, der Wildtierkunde und der Parasitologie einen Namen gemacht haben.

„Das Buch stellt sich als eindrucksvolles Gemeinschaftswerk von zehn wohlbekannten Fachleuten dar. Tatsachen und Probleme der Wildtierhaltung nach ökologisch-ethologischen Gesichtspunkten sind von K. Zeeb behandelt, solche über Gehege, einschließlich Gehegebau, über Fang und Markieren von H. Prinz Reuß, Rechtsverhältnisse, Wildtier-Immobilisation und die Haltung der Tiere vor Versand von H.-H. M. Hatlapa, vom selben Autor und R. Fritsch die Verwendung von Medikamenten, deren Dosierung und Wirkung, dazu von Fritsch speziell die intra- und postnarkotische Versorgung und eventuelle Komplikationsmöglichkeiten; ferner wird über Ernährung, Futtermittel und die mutterlose Aufzucht von Rehkitzen und Rotwildkälbern von J. Brüggemann und U. Drescher-Kaden, über Äsungsflächen von W. Jahn-Deesbach und über Gehegehygiene und Wildkrankheiten von E. Kutzer berichtet, alles in betont komprimiert-übersichtlicher und praxisnaher Weise.“ *Bonner Zoologische Beiträge*

Krankheiten des Wildes

Feststellung, Verhütung und Bekämpfung. Ein Leitfaden für Jäger, Tierärzte, Biologen und Landwirte. Von Prof. Dr. Dr. h. c. Rudolf Wetzel, Gießen, und Prof. Dr. Walter Rieck, Göttingen. 2., neubearbeitete Auflage. 1972. 256 Seiten mit 102 Abbildungen. Kartoniert 38,– DM; Leinen 45,– DM

„Mit dem Handbuch über die Wildkrankheiten ist dem Praktiker in bemerkenswerter Weise gedient: Knapp, klar und übersichtlich sind die Abschnitte gegliedert und die Krankheiten erläutert. Hierbei wird systematisch über Erreger, Vorkommen, Ansteckung, Verlauf, Feststellung, Verhütung, Bekämpfung und die noch mögliche Wildbretverwertung Auskunft gegeben; auch die gesetzliche Anzeigenpflicht findet Erwähnung. Das äußerlich sehr ansprechende Buch ist mit zahlreichen hervorragenden Fotos und instruktiven Zeichnungen ausgestattet, die auf den ersten Blick die wesentlichen Merkmale ins Auge fallen lassen. Die erfahrenen Autoren haben auch die gesetzlichen Bestimmungen über die Wildkrankheiten als wichtige Ergänzung mit aufgenommen. Den Abschluß bildet ein zuverlässiges Stichwortverzeichnis.“ *Forstarchiv*

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

40. BAND · HEFT 2

April 1975





VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Inhalt

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts and by Current Contents (Series Agriculture, Biology and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

Dieses Heft enthält 1 Beilage des Verlages Paul Parey

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

Herausgeberschaft und Schriftleitung: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Herrn Prof. Dr. Manfred Röhrs, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule, 3000 Hannover, Bischofsholer Damm 15. Korrekturfahnen bitten wir z. Hd. Herrn Prof. Dr. Harald Schliemann, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität, 2000 Hamburg 13, Papendamm 3, zurückzusenden.

Manuskripte: Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen, sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse von wenigen Zeilen in deutscher und englischer Sprache sowie eine englische Übersetzung des Titels beizufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerokopie, Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe der von der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH abgeschlossenen Gesamtverträge zu behandeln.

Sonderdrucke: Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 148,— DM zuzügl. amtl. Postgebühren. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 27,20 DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden.

Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Z. Säugetierkunde 40 (1975), 2, S. 65—128
ISSN 0044—3468 / ASTM-Coden: ZSAEA 7 40 (2) 65—128 (1975)

Untersuchungen zur circadianen und circannualen Rhythmik bei Siebenschläfern (*Glis glis* L.) im Selbstwählversuch[1]

Von K. Fischer, H.-W. Butschke und D. Mahlert

I. Zoologisches Institut der Universität Göttingen

Eingang des Ms. 5. 8. 1974

Einleitung

Während im Bereich der 24stündigen Rhythmik unser Wissen über die endogenen und exogenen Anteile der Steuerung bereits recht weit fortgeschritten ist, sind unsere Kenntnisse über entsprechende Vorgänge bei längerfristigen Zyklen wie lunaren oder annualen zur Zeit noch sehr spärlich (Übersichten: Aschoff 1955; Immelmann 1963, 1967; Lang 1973). Eindeutige endogene Steuerung jahresperiodischer Prozesse konnte erst von wenigen Autoren bei wenigen Wirbeltieren zweifelsfrei nachgewiesen werden (Berthold et al. 1972a, b; Goss 1969a, b; Gwinner 1967, 1968; Gwinner et al. 1971; Heller und Poulsen 1970; Merkel 1963; Pengelley und Asmundson 1969, 1970; Pengelley und Fisher 1957, 1961, 1963; Pengelley und Kelly 1966; Schwab 1971).

Um zu diesem Problemkreis einen Beitrag zu leisten, halten wir seit mehreren Jahren Siebenschläfer (*Glis glis* L.) unter konstanten Umweltbedingungen. Dabei geben wir jetzt den Versuchstieren keinen LD-Wechsel mehr vor, wie dies normalerweise in solchen Experimenten geschieht. Wir überlassen es vielmehr den Tieren selbst, ob sie sich im Dunkel oder im Licht aufhalten wollen. Die Tiere entscheiden somit völlig unbeeinflußt von Variablen in der Umwelt, welche Bedingungen sie haben wollen. Solche „Selbstwähl-Versuche" wurden bereits mit Erfolg bei der Untersuchung circadianer Prozesse angewandt (Aschoff et al. 1968; Heppner und Farner 1971; Rensing 1972; Wahlström 1971; Warden und Sachs 1974). Entsprechend erfolgreiche Untersuchungen im circannualen Bereich liegen unseres Wissens jedoch bislang nicht vor.

Material und Methode

Für unsere Versuche verwenden wir adulte Siebenschläfer (*Glis glis* L.) aus der Umgebung von Bredenbeck bei Hannover, einem der nördlichsten Teile des geschlossenen Verbreitungsgebiets der Art (Vietinghoff-Riesch 1960)[2]. Dieser Nager erweist sich als besonders geeignet für solche Langzeitexperimente, da er 1. bis zu 8 Jahre alt wird, 2. ein ausgeprägter Winterschläfer ist (Eisentraut 1956) und 3. sich in relativ kleinen Käfigen lange leicht halten läßt.

Als Versuchskäfige dienen uns 87 cm lange, 50 cm tiefe und 82 cm hohe Behälter aus Blech (Abb. 1). Oben sind sie mit einer Plexiglasscheibe abgedeckt. Darauf sind Tageslichtleuchtstoffröhren angebracht, deren Lichtstärke durch unterschiedliches Abdunkeln mit Isolierband reduziert werden kann. So wird eine Veränderung des Emissionsspektrums verhindert. Je nach Versuchsprogramm brannten diese Lampen dauernd oder wurden über eine Schaltuhr gesteuert. An beiden Seiten der Käfige unten und an deren Rückwand oben befinden sich mit Draht und Blenden abgedeckte Öffnungen, die eine Luftzirkulation ermöglichen. An der Rückwand unten und einer Seitenwand oben sind 2 lichtdichte Schlafkästen 25×25×20 cm

[1] Gefördert mit Hilfe von Forschungsmitteln des Landes Niedersachsen (II/2/4 BV 4a–33/69).

[2] Herrn v. Arnim danken wir für seine Hilfe bei der Beschaffung des Tiermaterials.

Z. Säugetierkunde 40 (1975) 65—74

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

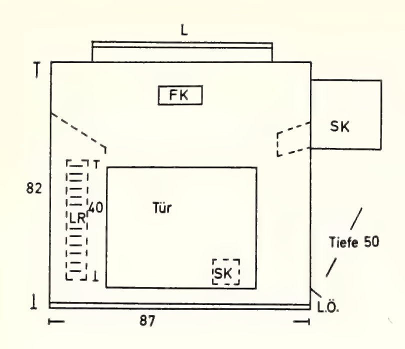


Abb. 1: Registrierkäfig in Frontansicht. FK = Futterkasten; L = Lampe; LR = Laufrad; LÖ = Lüftungsöffnung, SK = Schlupfkasten; Beschreibung: siehe „Material und Methode"

aus dicken Buchenbrettern angebracht. (Ursprünglich hatten wir die Schlafkästen ebenfalls aus Blech gefertigt, sind dann aber davon abgegangen, da die Feuchtigkeitsabgabe der Tiere das Nestmaterial schnell zum Faulen brachte.) Vor dem Eingang zu den Schlafkästen ist ein ca. 15 cm langer, 7 cm hoher und 8 cm breiter Laufgang nach unten geneigt angebracht, um so das Eindringen von Licht in die Schlafkästen zu verhindern. Der Boden der Laufgänge besteht aus einer Wippe, deren Ausschläge über ein Hebelsystem und über Elektrokontakte einem Zeitmarkenschreiber (Esterline-Angus) zugeführt werden. Drei schräg durch den Käfig gezogene Kletterstangen und ein Laufrad von 40 cm ⌀ ermöglichen es den Tieren, sich ausreichend Bewegung zu verschaffen.

Als Futter bieten wir ad lib. Sonnenblumenkerne, Bucheckern, Erdnüsse, Haselnüsse, Eicheln und Hundekuchen an. Das feste Futter ist für die Tiere einmal in einem Futterkasten an der oberen Vorderseite des Käfigs und in Glasschälchen auf dem Boden erreichbar. Vor dem Futterkasten ist ebenfalls eine Wippe mit Elektrokontakt angebracht. Neben dem Festfutter erhalten die Tiere Äpfel, die sie sehr gerne nehmen. Ja, solange ein Versuchstier sich nicht im Winterschlaf befindet, wird grundsätzlich der Apfel benagt. So kann auf einen Blick bei der täglichen Kontrolle festgestellt werden, ob der Siebenschläfer aktiv ist oder sich zum Winterschlaf zurückgezogen hat. Wasser steht den Tieren ebenfalls ad lib. zur Verfügung.

Die lokomotorische Aktivität registrieren wir 1. an den Ausgängen der Schlafkästen, 2. am Futterkasten und 3. am Laufrad, auf dessen Rückseite ein starker Magnet befestigt ist, der bei jeder Umdrehung einmal einen außen am Käfig angebrachten Schutzgaskontakt schließt. (Mechanische Kontakte haben sich hier nicht bewährt, da sie viel Lärm machen.)

Diese gesamte Registrieranordnung gibt uns zwar kein quantitatives Bild der lokomotorischen Aktivität der Versuchstiere, gestattet aber sehr eindeutig, das zeitliche Muster zwischen Aktivität und Ruhe zu erkennen (Abb. 2). Beim Auswerten der Registrierstreifen zählen wir die 2-Minuten-Intervalle pro Stunde, in denen das Versuchstier einen der vorhandenen Kontakte geschlossen hat.

Die Temperatur in den Klimakammern ist auf 12 ± 2° C einreguliert.

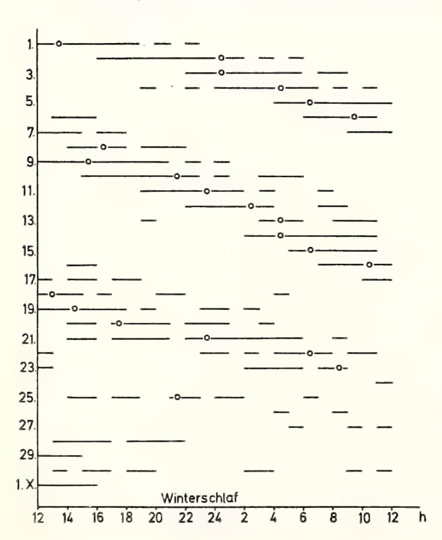


Abb. 2. Verteilung der circadianen lokomotorischen Aktivität von Tier IV im Selbstwählversuch bei 45 Lux, 12 ± 2° C, im September 1971; Ordinate = Monatstage; Abzisse = realer 24-Stunden-Tag; leere Kreise = Stunde der stärksten Aktivität; schwarze Balken = Aktivitätszeit

Ergebnisse

A. Versuche im LD 12 : 12 und 8 : 16 bei 12 ± 2° C

Bei diesen Versuchen erhielten wir keine klaren Ergebnisse. Im LD 12 : 12 vermochten sich zwar 4 von 12 Siebenschläfern vom vorgegebenen Rhythmus zu lösen und verfielen in einen mehr oder weniger deutlich ausgeprägten Winterschlaf. Dieser setzte bei allen 4 Individuen jedoch erst nach einer Versuchsdauer von 7 bis 11 Monaten mit beträchtlicher Phasenverschiebung im Vergleich zu seinem Beginn unter natürlichen synchronisierten Bedingungen ein (Abb. 3). Da der Winterschlaf sich bei keinem der 4 Tiere wiederholte, brachen wir die Versuche ein Jahr später ab.

Im LD 8 : 16 verfiel kein Tier, auch nach über einjähriger Haltung in den Versuchskäfigen, in den Winterschlaf.

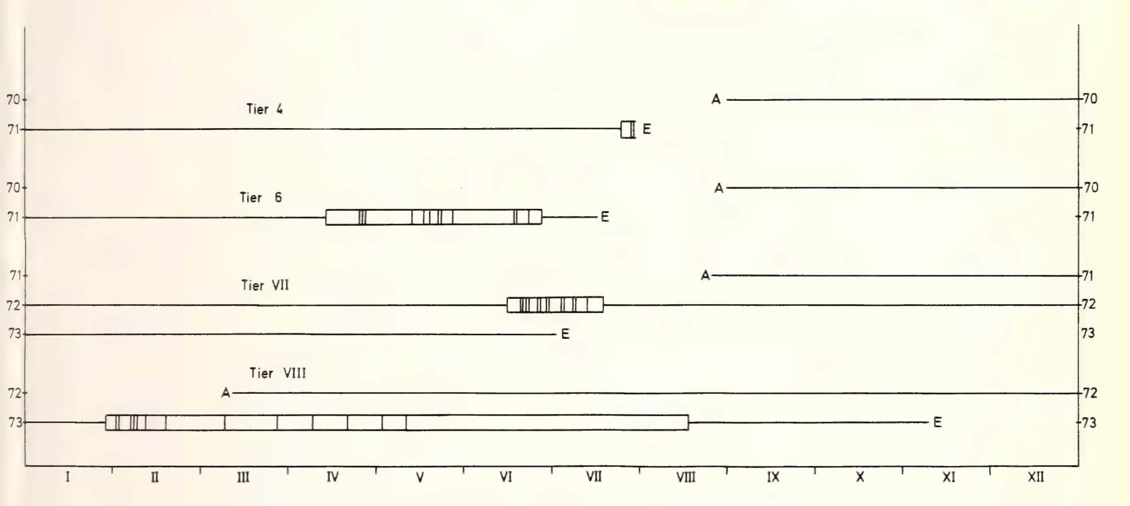


Abb. 3. Aktivitäts- und Winterschlafphase (WS) bei den Siebenschläfern Nr. 4, 6, VII und VIII im LD 12:12 bei 12 ± 2° C. Ordinate = Versuchsjahre; Abszisse = Monate; ——— = synchronisierte lokomotorische Aktivität; ▭▭ = Zeit des WS; senkrechte Linien = kurzfristige Unterbrechungen des WS (höchstens 4 Tage). A = Versuchsbeginn mit dem jeweiligen Tier; E = Ende des Versuchs

B. Selbstwählversuche: 45 Lux LL / O Lux DD bei 12 ± 2° C

Da die Versuche mit vorgegebenen LD-Wechseln nicht sehr erfolgreich waren, ließen wir von August 1971 an eine erste Gruppe von 4 frischgefangenen Siebenschläfern selbst wählen, ob sie sich im erleuchteten Käfigraum oder in den dunklen Schlafkästen aufhalten wollten. Eine Dressur der Tiere, in der Art, wie es Heppner und Farner (1971) bei Vögeln machen, war nicht gegeben. Wie aus Abb. 2 ersichtlich, zeigen die Tiere einen deutlich ausgeprägten circadianen Rhythmus der lokomotorischen Aktivität. Ihr subjektiver Tag weicht beträchtlich vom objektiven ab und ist stets länger (Tab.).

Am erfolgreichsten verliefen bislang die Versuche mit den Siebenschläfern I und IV. Beide Tiere sind in drei aufeinander folgenden Jahren in Winterschlaf gefallen. In Abb. 4 sind Versuchsbeginn, Aktivitäts- und Winterruheperioden für diese beiden Siebenschläfer dargestellt. Tier I begann in der dritten Septemberwoche 1971 seinen ersten Winterschlaf und erwachte Anfang Juni; Tier IV verfiel Anfang Oktober in

Spontanfrequenzen im Selbstwählversuch

Tier I			
I. Aktivitätsphase			
	August 71	2. Hälfte	27,4 Stunden
	September 71	1. Hälfte	32,0 Stunden
II. Aktivitätsphase			
	Juli 72	1. Hälfte	36,4 Stunden
	Juli 72	2. Hälfte	32,2 Stunden
	August 72	1. Hälfte	28,1 Stunden
			$\bar{x}$ 31,2 ± 5,2 Stunden
Tier IV			
I. Aktivitätsphase			
	August 71	2. Hälfte	32,4 Stunden
	September 71	1. Hälfte	26,4 Stunden
II. Aktivitätsphase			
	August 72	1. Hälfte	33,8 Stunden
	September 72	2. Hälfte	27,4 Stunden
	Oktober 72	1. Hälfte	27,4 Stunden
III. Aktivitätsphase			
	September 73	2. Hälfte	26,0 Stunden
			$\bar{x}$ 28,9 ± 4,9 Stunden

den Winterschlaf und erwachte in der dritten Juliwoche des darauffolgenden Jahres. Nach dem Erwachen war zunächst ca. 24 bzw. ca 8 Tage lang keine circadiane Periodik erkennbar. Dann aber manifestierte sich erneut die Spontanfrequenz, die von Tier I über fast 2 Monate, von Tier IV sogar bis unmittelbar zum Beginn des zweiten Winterschlafs über 3 Monate hinweg beibehalten wurde. Die zweite Winterschlafperiode begann bei Tier I wieder in der dritten Septemberwoche 1972 und bei Tier IV Ende Oktober 1972 und dauerte bis gegen Ende Juni bzw. bis Ende August. Auch nach Beendigung des zweiten Winterschlafs wurde die Spontanfrequenz bei Siebenschläfer Nr. I nach etwa 8 und bei Nr. IV nach etwa 3 Wochen wieder sichtbar (Abb. 4).

Bei den Siebenschläfern II und III zeigten sich die circadianen und circannualen Erscheinungen nicht sehr deutlich. Hier zerfiel die freilaufende Rhythmik bereits jeweils 3 Wochen nach dem Versuchsbeginn im August 1971. Die lokomotorische Aktivität begann, sich in kleinen Schüben, anscheinend regellos, über den ganzen Tag zu verteilen. Tier II starb am 24. XII. 1972, ohne in den Winterschlaf gegangen zu sein. Tier III begann gegen Ende Juli 1972 mit dem Winterschlaf, der allerdings nur bis Anfang September des Jahres andauerte. Möglicherweise hat ein Ausfall der Kältemaschine, der zu einem plötzlichen starken Ansteigen der Temperatur im Versuchsraum führte, das frühzeitige Erwachen bewirkt. Immerhin liegt auch bei diesem Tier eine etwa zehnmonatige Phasenverschiebung im Einsetzen der Winterruhe vor, im Vergleich zu den Vorgängen unter natürlichen Bedingungen. Ein zweites Mal ging Tier III nicht in den Winterschlaf und starb am 15. VI. 1973.

Tier 16 brachten wir im August 1973 als Ersatz für Tier III in den Versuch. Es fiel von Ende September 1973 bis Mitte Januar 1974 mit einer Unterbrechung vom 6. bis 22. XI. in Winterschlaf und zeigte seitdem nur noch regellose Aktivität.

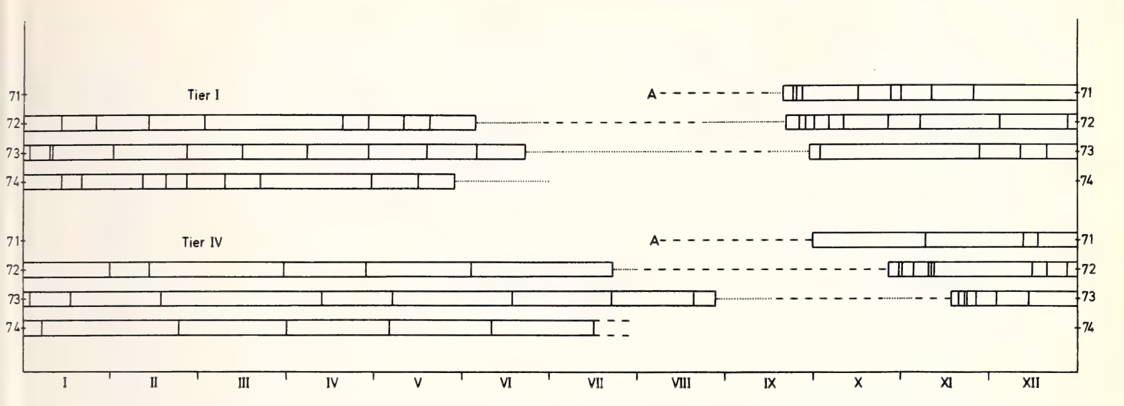


Abb. 4. Aktivitäts- und Winterschlafphase (WS) bei den Siebenschläfern I und IV im Selbstwählversuch bei 45 Lux, 12 ± 2° C, 1971 ff (Ordinate); Abzisse = Monate des realen Jahres. A = Anfang des Versuchs; ----- = Phase deutlich erkennbarer circadianer lokomotorischer Aktivität (c.l.A.) (siehe Abb. 2); .... = Phase ohne deutlich erkennbare c.l.A.; ▭▭▭ = Winterschlafperioden; senkrechte Linien zu den WS-Perioden = kurze, höchstens 4 Tage dauernde Unterbrechungen des WS; ▭::::: Andauern des WS

C. Selbstwählversuche: 10 Lux LL / 0 Lux DD bei 12 ± 2° C

Um den Einfluß der Lichtintensität untersuchen zu können, überführten wir im September 1973 drei frische Wildfänge in unsere Versuchskäfige, boten ihnen aber nur 10 Lux Beleuchtungsstärke im Vergleich zum vorigen Experiment. Alle drei Tiere gingen in der Zeit von September bis Oktober 1973 in den ersten Winterschlaf: Tier 17 Ende Oktober, Tier 18 Anfang Oktober, und Tier 19 Ende September und beendeten ihn gegen Mitte April bzw. Ende Mai bzw. Ende Juni 1974 (Abb. 5). Alle drei Siebenschläfer dieser Versuchsreihe zeigten nach dem Winterschlaf wiederum eine circadiane Rhythmik, deren genaue Auswertung bis zur Zeit der Abfassung des Manuskripts jedoch noch nicht möglich war. Ob sich diese Tiere wie I und IV aus der 45-Lux-Serie verhalten, muß erst abgewartet werden.

D. Selbstwählversuche: 0,5 Lux LL / 0 Lux DD bei 12 ± 2° C

Die frischen Wildfänge 12 bis 14 nahmen wir im Juli 1973 in den Versuch. Sie zeigten bereits wenige Tage nach Versuchsbeginn ihre Spontanfrequenz. Alle drei Sieben-

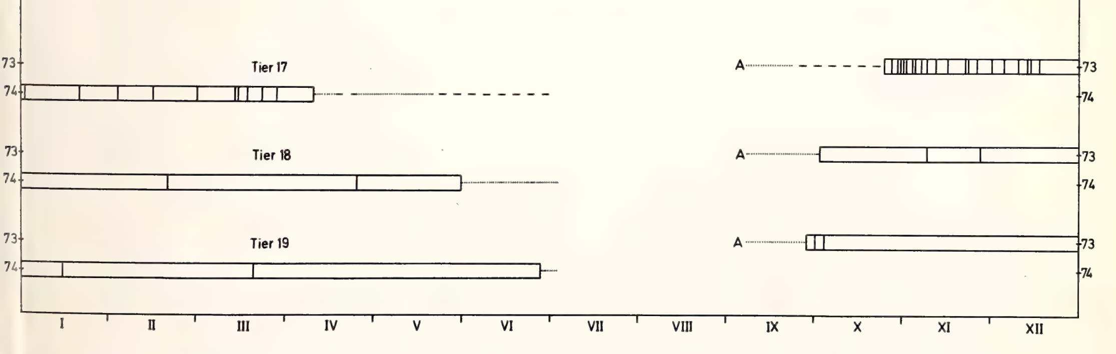


Abb. 5. Aktivitäts- und Winterschlafphase (WS) bei den Siebenschläfern Nr. 17—19 im Selbstwählversuch bei 10 Lux, 12 ± 2° C, 1973 ff. (Symbole = siehe Abb. 4)

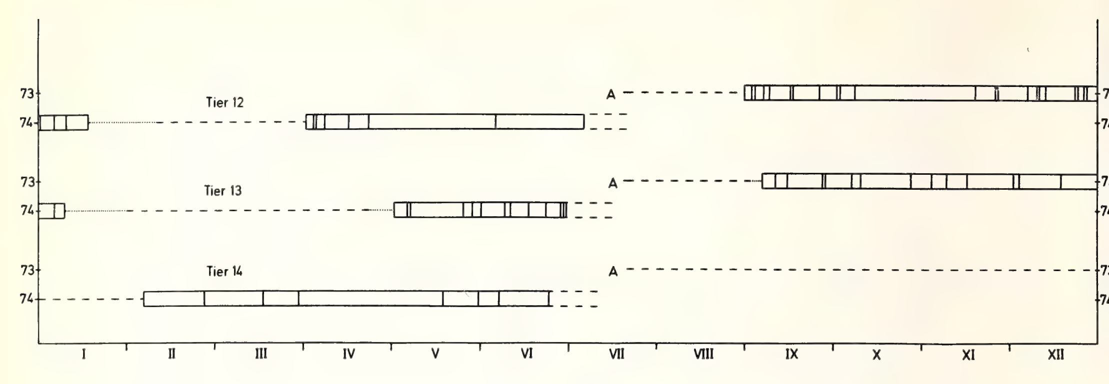


Abb. 6. Aktivitäts- und Winterschlafphase (WS) bei den Siebenschläfern Nr. 12—14 im Selbstwählversuch bei 0,5 Lux, 12 ± 2° C, 1973 ff, (Symbole = siehe Abb. 4)

schläfer sind in den Winterschlaf gegangen; Tier 12 und 13 Anfang September 1973 und Tier 14 Anfang Februar 1974 (Abb. 6). Die Tiere 12 und 13 wachten Mitte bzw. Anfang Januar 1974 wieder auf. Von etwa Februar 1974 an zeigte sich bei ihnen wieder ein deutlich ausgeprägter circadianer Rhythmus. Mit sehr starker Phasenverschiebung verfielen dann Tier 12 Anfang April 1974 und Tier 13 Anfang Mai 1974 in ihren zweiten Winterschlaf, der bei ihnen zur Zeit der Abfassung des Manuskriptes noch andauerte. Der Siebenschläfer Nr. 14 befindet sich noch im ersten Winterschlaf.

Diskussion

Schon seit längerer Zeit bestreiten verschiedene Autoren, daß der Winterschlaf bei den betreffenden Säugetierarten nur durch exogene Umweltfaktoren wie Tageslänge, Temperatur, Nahrungsangebot usw. ausgelöst wird. Nach den Vorstellungen von Eisentraut (1956) besteht bei diesen Vorgängen ein kompliziertes Zusammenspiel exogener und endogener Komponenten. Auch Vietinghoff-Riesch (1960) fordert in seiner Monographie über den Siebenschläfer einen zumindest teilweise endogen gesteuerten Jahresrhythmus. Die von ihm im Deister bei Hannover untersuchten Individuen begannen nämlich ihren Winterschlaf zu so unterschiedlichen Zeiten und Witterungsverhältnissen, daß ihm eine rein exogene Steuerung zur Erklärung unzureichend erscheint.

Die ersten eindeutigen Nachweise zur endogenen Steuerung des Winterschlafverhaltens bei Säugern erbrachte dann eine kanadische Forschergruppe an verschiedenen Erdhörnchenarten *(Citellus spec.)* (Pengelley und Asmundson 1969, 1970; Pengelley und Fisher 1957, 1961, 1963; Pengelley und Kelly 1966). Diese Tiere nahmen auch bei hohen Temperaturen von ca. 20° C und in konstantem LD 12 : 12 ihren Winterschlaf auf. Beginn und Ende der Ruhephase verschoben sich dabei im Laufe mehrerer Jahre gegenüber dem synchronisierten Zustand, was nach Aschoff (1955) ein hinreichender Beweis für eine endogene Steuerung ist.

Nach diesen ersten Nachweisen für eine circannuale Periodik folgten dann weitere Befunde, vor allem bei Vögeln. Hier erlangten die Untersuchungen von Gwinner (1967, 1968) am Zilpzalp und Fitislaubsänger, von Berthold et al. (1972a, b) bei verschiedenen Grasmückenarten, von Merkel (1963) bei der Dorngrasmücke und von Schwab (1971) beim Star Bedeutung.

Mit einer völlig anderen Versuchstechnik gelang Goss (1969a, b) am Sikahirsch der Nachweis einer endogenen Rhythmik der Geweihbildung. Goss konnte durch Ver-

doppelung, Verdreifachung usw. der Frequenz im Jahresgang der Photoperiode bei dieser Hirschart die Bildung von zwei bis vier Geweihen induzieren. Als er aber dann die Frequenz auf sechs erhöhte, war der Mitnahmebereich überschritten. Der endogene Rhythmus machte sich jetzt vom exogenen frei, und die Hirsche bildeten wieder nur ein Geweih pro Jahr.

Neben diesen experimentellen Beweisen für die Existenz einer circannualen Periodik liegen noch andere Hinweise aus der Feldforschung für ihr Vorkommen vor. So forderten z. B. Marshall und Serventy (1959) für den Sturmtaucher *Puffinus tenuirostris* einen endogenen Fortpflanzungszyklus. Dieser Vogel brütet in großen Kolonien an den Küsten Australiens. Nach der Fortpflanzungszeit durchstreift er in einer großen Schleife den Pazifik bis zu den Alëuten und kommt fast auf den Tag genau im darauffolgenden Jahr zu den Brutplätzen zurück. Da er bei seinem Zug den verschiedensten Photoperioden ausgesetzt ist, kann diese Umweltvariable für diesen Vorgang nicht verantwortlich gemacht werden.

Demnach sind für die Steuerung von jahresperiodisch wiederkehrenden Prozessen folgende Vorstellungen denkbar: 1. Sie sind rein endogen gesteuert und laufen völlig unabhängig von Umweltbedingungen ab, 2. sie sind rein umweltbedingt ohne jede endogene Komponente, oder 3. es sind nur einzelne Phasen des gesamten Zyklus zeitlich vorprogrammiert und laufen, einmal angestoßen, nach dem Sanduhrprinzip ab. Zwischen diesen drei Extremen sind nun alle Mischformen zu erwarten. Denn die Anpassung an jahresperiodische Schwankungen in Tageslänge, Temperatur, Luftfeuchte usw. in den jeweiligen Lebensräumen dürfte recht jungen Ursprungs sein, da fast alle Tierarten, die z. B. in unseren Breiten leben, erst in jüngster Zeit in diese Zonen vorgestoßen sind. Demnach mußte sich jede Tierart auf ihre Weise mit der Einpassung in den Jahresgang auseinandersetzen. Entsprechend variabel dürfte dann auch die Kombination zwischen endogener und exogener Steuerung jahresperiodischer Prozesse bei den verschiedenen Vertebratenarten sein.

Die Kunst des Experimentators ist es nun, aus der Umwelt die Bedingungen herauszugreifen, unter denen die endogene Rhythmik sich zeigen kann. Hier sind bislang zwei Wege erfolgreich beschritten worden: Einmal über Frequenzerhöhung des Jahresganges der Photoperiode, zum anderen durch Arbeiten in konstanten, aber vorgegebenen Hell-Dunkel-Zyklen über lange Zeiträume. Für unsere Untersuchungen am Siebenschläfer erwies sich dieser Weg als nicht gangbar; zwar gingen die Tiere im LD 12 : 12 teilweise ebenfalls in Winterschlaf, aber nur stark phasenverschoben im Vergleich zu ihren wildlebenden Artgenossen (Abb. 3). Eine Wiederholung des Winterschlafes konnten wir jedoch unter solchen Bedingungen nicht feststellen. Der Verlauf der lokomotorischen Aktivität war bei diesen Tieren nach Beendigung der ersten Winterruhe fast maschinenhaft genau an den LD-Wechsel angepaßt und zeigte über Monate hinweg kaum Schwankungen. Die Siebenschläfer waren auf einem bestimmten physiologischen Zustand geradezu „eingefroren". Aus diesen Gründen gingen wir bei unseren Versuchen zum Selbstwählexperiment als einer dritten Methode über, wie sie Farner und Heppner (1971) seit längerer Zeit anzuwenden versuchen. Dabei dressieren die beiden Autoren Weißkopfämmerlinge *(Zonotrichia leucophrys gambelli)*, sich die Lichtreize selbst zu holen. Es erscheint uns aber schwierig vorstellbar, daß diese Vögel in der Lage sind, den Lernprozeß mit jahresperiodischen Veränderungen der Aktivitätsperiodik zu assoziieren. Deshalb entschlossen wir uns, unseren Tieren die völlige Freiheit der Wahl zu lassen. Diese Methode hat sich für Siebenschläfer bewährt, denn die Tiere zeigen, wie aus den Abb. 2, 4 und 6 hervorgeht, unter unseren Versuchsbedingungen einen ausgeprägten circadianen und circannualen Rhythmus.

Verfolgt man den Verlauf der lokomotorischen Aktivität bei unseren Versuchstieren im Selbstwählversuch bis zum Einsetzen der Winterruhe, so fällt auf, daß bereits längere Zeit vor dem eigentlichen Winterschlafbeginn der Rhythmus zerfallen

kann (Abb. 4—6). Wie bei den Tieren I und IV, die wir jetzt über drei Winterruheperioden im Versuch haben, zu sehen ist, baut sich aber jedesmal nach Beendigung des Winterschlafes, über eine kürzere oder längere Zeitspanne hinweg, das alte Muster der lokomotorischen Aktivität wieder auf. Es zeigt sich jedoch, daß auch dieses Aktivitätsmuster im Laufe der Wachphase keine konstante Größe darstellt (Tab.). Ob hier Gesetzmäßigkeiten vorliegen, können wir allerdings erst entscheiden, wenn wir mehr Zahlenmaterial und eine genaue Analyse der Daten vorliegen haben.

Es hat ferner den Anschein, daß die Jahresuhr und die circadiane Rhythmik weitgehend unabhängig voneinander schwingen. Das subjektive Jahr bei Tier I nämlich würde, gemessen an einer mittleren Periodenlänge der circadianen Rhythmik von etwa 31 Stunden (Tab.), $17^1/_2$ Monate dauern, bei Tier IV bei einer mittleren Periodenlänge von 28,9 Stunden, 14 bis 15 Monate. Gemessen an Beginn und Ende des Winterschlafes dagegen beträgt das subjektive Jahr beim Siebenschläfer Nr. I ca. 12 und bei Nr. IV etwa 13 Monate. Eine Stütze dieser Hypothese zeichnet sich bei den Tieren 12 und 13 ab (Abb. 6). Nach vorläufigen Schätzungen liegt hier der circadiane Rhythmus deutlich über 24 Stunden, das subjektive Jahr, gemessen am Winterschlafverhalten, jedoch bei Tier 12 bei 7 und bei Tier 13 bei 8 Monaten. Bei Tier I war zudem in seiner dritten Aktivitätsperiode kaum noch eine circadiane Rhythmik zu erkennen. Es ging aber dennoch zu seiner spezifischen Zeit in den Winterschlaf. Auch diese Frage kann endgültig erst geklärt werden, wenn wir mehr Zahlenmaterial haben.

In der Zwischenzeit haben wir vergleichbare Versuche an männlichen Mauereidechsen *(Lacerta muralis brüggemanni)* in Lichtorgeln zu verschiedenen Jahreszeiten durchgeführt. Dabei konnten wir zeigen, daß die Versuchstiere sich im Oktober wesentlich länger im fast völlig dunklen Teil der Arena aufhielten als im Juli. Ja, mehrere Tiere zogen sich spontan für mehrere Wochen völlig ins Dauerdunkel zurück, obwohl die Temperatur 27 ± 1° C nicht unterschritt (Fischer und Bliefernicht 1974, in Vorber.).

Zusammenfassung

1. Ein LD 12:12 und ein LD 8:16 erwiesen sich zur Untersuchung jahresperiodischer Prozesse beim Siebenschläfer als ungeeignet.
2. Deutlich sichtbar wurden ein circadianer und ein circannualer Rhythmus im Selbstwählversuch, in dem die Tiere völlig frei entscheiden können, ob sie sich im Hellen (im Käfigraum) oder im Dunkeln (in den Schlafkästen) aufhalten wollen. a. Bei 45 Lux zeigte sich bei 2 von 5 Tieren ein endogener circannualer Rhythmus im Wechsel von Aktivitäts- und Winterschlafphase über bisher drei Jahresgänge. b. Bei 10 Lux verfielen alle 3 Siebenschläfer in den Winterschlaf. c. Die 3 Tiere, die bei 0,5 Lux gehalten werden, befinden sich zur Zeit alle im Winterschlaf, einer zum ersten, die beiden anderen zum zweiten Male.
3. Die Spontanfrequenz des circadianen Rhythmus der lokomotorischen Aktivität stellt innerhalb einer Aktivitätsphase keine konstante Größe dar.
4. Vor Beginn des Winterschlafs kann der circadiane Rhythmus der lokomotorischen Aktivität zerfallen.
5. Nach Beendigung des Winterschlafs unter Selbstwählbedingungen baut sich der circadiane Rhythmus der lokomotorischen Aktivität erst über einen längeren oder kürzeren Zeitraum wieder auf.
6. Circadianer und circannualer Rhythmus werden hier offensichtlich von zwei verschiedenen Oszillatoren gesteuert, da der subjektive Tag stets wesentlich länger als der objektive ist, das subjektive Jahr, gemessen am Einsetzen des Winterschlafs, dagegen nur unwesentlich länger oder sogar deutlich kürzer ist.

Summary

Investigation of circadian and circannian rhythms in Fat Dormice (Glis glis L.) with self-selection experiments

1. An LD 12 : 12 and an LD 8 : 16 proved to be unsuitable for the investigation of annual processes in the fat dormouse *(Glis glis* L.).

2. A circadian and circannian rhythm became clearly evident in "self-selection" experiments in which the animals were completely free to decide whether they wanted to remain in the light (cage interior) or in the dark (sleeping-niche). a. At 45 Lux an endogenous circannian rhythm was found in 2 of 5 animals in the change from active and hibernation phase, for three succeeding years up to now. b. At 10 Lux all 3 fat dormice entered hibernation. c. The animals which were maintained at 0.5 Lux are at this time in hibernation; one for the first time, the other two for the second time.
3. The spontaneous frequency of the circadian rhythm of the locomotor activity does not remain constant within an activity phase.
4. Before the beginning of hibernation the circadian rhythm of locomotor activity can disintegrate.
5. After the end of hibernation under "self-selection" conditions, the circadian rhythm of locomotor activity rebuilds itself over a longer or shorter period.
6. Circadian and circannian rhythms are apparently controlled by two different oscillators, since the subjective day is always essentially longer than the objective one. The subjective year, on the other hand, measured according to the onset of hibernation, is only insignificantly longer or even clearly shorter.

Literatur

Aschoff, J. (1955): Jahresperiodik der Fortpflanzung bei Warmblütern. Studium Generale **8**, 742—776.

Aschoff, J.; Saint Paul, U. v.; Wever, R. (1968): Circadiane Periodik von Finkenvögeln unter dem Einfluß eines selbstgewählten Licht-Dunkel-Wechsels. Z. vergl. Physiol. **58**, 304—321.

Berthold, P.; Gwinner, E.; Klein, H. (1972a): Circannuale Periodik bei Grasmücken. I. Periodik des Körpergewichtes, der Mauser und der Nachtunruhe bei *Sylvia articapilla* und *S. borin* unter verschiedenen konstanten Bedingungen. J. Ornithol. **113**, 170—189.

— (1972 b): Circannuale Periodik bei Grasmücken. II. Periodik der Gonadengröße bei *Sylvia atricapilla* und *S. borin* unter verschiedenen konstanten Bedingungen. J. Ornithol. **113**, 407—417.

Eisentraut, M. (1956): Der Winterschlaf mit seinen ökologischen und physiologischen Begleiterscheinungen. Jena: VEB Gustav Fischer.

Fischer, K.; Bliefernicht, H. (1974): Methode zur Untersuchung tages- und jahresperiodischer Schwankungen im Licht- und Temperaturpräferendum bei Mauereidechsen *Lacerta muralis brüggemanni).* Selbstwählversuche (in Vorber.).

Goss, R. J. (1969 a): Photoperiodic Control of Antler Cycles in Deer. I. Phase Shift and Frequency Changes. J. Exptl. Zool. **170**, 311—324.

— (1969 b): Photoperiodic Control of Antler Cycles in Deer. II. Alterations in Amplitude. J. Exptl. Zool. **171**, 223—234.

Gwinner, E. (1967): Circannuale Periodik der Mauser und der Zugunruhe bei einem Vogel. Naturwiss. **15/16**, 447.

— (1968): Circannuale Periodik als Grundlage des jahreszeitlichen Funktionswandels bei Zugvögeln. J. Ornithol. **109**, 70—93.

Gwinner, E.; Berthold, P.; Klein, H. (1971): Untersuchungen zur Jahresperiodik von Laubsängern. II. Einfluß der Tageslichtdauer auf die Entwicklung des Gefieders, des Gewichtes und der Zugunruhe bei *Phylloscopus trochilus* und *Ph. collybita.* J. Ornithol. **112**, 253—265.

Heller, H. C.; Poulson, Th. L. (1970): Circannian Rhythms. II. Endogenous and Exogenous Factors Controlling Reproduction and Hibernation in Chipmunks *(Eutamias)* and Ground Squirrels *Spermophilus).* Comp. Biochem. Physiol. **33**, 351—383.

Heppner, F. H.; Farner, D. S. (1971): Periodicity in Self-Selektion of Photoperiod. Biochronometry. Nat. Acad. of Sci. Wash. D. C.

Immelmann, K. (1963): Tierische Jahresperiodik in ökologischer Sicht. Zool. Jb. Syst. **91**, 91 bis 200.

— (1967): Periodische Vorgänge in der Fortpflanzung tierischer Organismen. Studium generale **20**, 15 ff.

Lang, H.-J. (1973): Untersuchungen zur Tages-, Monats- und Jahresperiodik der Lichtempfindlichkeit beim Guppy *(Lebistes reticulatus).* Habil. Schrift Göttingen.

Marshall, A. J.; Serventy, D. L. (1959): Experimental Demonstration of an Internal Rhythm of Reproduction in a Transequatorial Migrant (The short-tailed Shearwater *Puffinus tenuirostris).* Nature **184**, 1704—1705.

Merkel, F. W. (1962): Der Einfluß eines künstlich beibehaltenen Langtages auf Kleinvögel. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Saarbrücken 1961, Zool. Anz. **25**, Suppl. Bd. 357—363.

PENGELLEY, E. T.; ASMUNDSON, S. J. (1969): Free-Running Periods of Endogenous Circannian Rhythmus of the Golden-Mantled Ground Squirrel *(Citellus lateralis)*. Comp. Biochem. Physiol. **30**, 177—183.
— (1970): The Effect of Light on the Free Running Circannual Rhythm of the Golden-Mantled Ground Squirrel *(Citellus lateralis)*. Comp. Biochem. Physiol. **32**, 155—160.
PENGELLEY, E. T.; FISHER, K. C. (1957): Onset and Cessation of Hibernation under Constant Temperature and Light in the Golden-Mantled Ground Squirrel *(Citellus lateralis)*. Nature **180**, 1371—1372.
— (1961): Rhythmical Arousal from Hibernation in the Golden-Mantled Ground Squirrel *(Citellus lateralis tescorum)*. Can. J. Zool. **39**, 105—120.
— (1963): The Effect of Temperature and Photoperiod on the Yearly Hibernating Behaviour of Captive Golden-Mantled Ground Squirrels *(Citellus lateralis tescorum)*. Can. J. Zool. **41**, 1103—1120.
PENGELLEY, E. T.; KELLY, K. H. (1966): A "Circannian" Rhythm in Hibernating Species of the Genus *Citellus* with Observations on their Physiological Evolution. Comp. Biochem. Physiol. **19**, 603—617.
RENSING, L. (1972): Periodic Geophysical and Biological Signals as Zeitgeber and Exogenous Inducers in Animal Organisms. Biometeorology **5**, 113—125.
SCHWAB, R. G. (1971): Circannian Testicular Periodicity in the European Starling in the Absence of Photoperiodic Change. In "Biochronometry" (M. MENAKER ed.), Friday Harbor, Wash. D. C.
VIETINGHOFF-RIESCH, A. (1960): Der Siebenschläfer. Monographie der Wildsäugetiere. Jena: VEB Gustav Fischer.
WAHLSTRÖM, G. (1971): The Internal Clock of the Canary. Experiments with Self-Selection of Light and Darkness. In: Biochronometry (M. MENAKER, ed.), Friday Harbor Wash. D. C.
WARDEN, A. W.; SACHS, B. D. (1974): Circadian Rhythms of Self-selected Lighting in Hamsters. J. Comp. Physiol. **91**, 127.

Anschriften der Verfasser: Prof. Dr. KLAUS FISCHER, Dipl.-Biol. HANS-WALTER BUTSCHKE, Stud.-Ass. DIETER MAHLERT, I. Zoologisches Institut der Universität, D-34 Göttingen, Berliner Straße 28

Beginn und Ende der täglichen Aktivität freilebender Haselmäuse *(Muscardinus avellanarius* L.) und Siebenschläfer *(Glis glis* L.)[1]

Von G. LAUFENS

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Köln, Lehrstuhl für experimentelle Morphologie

Eingang des Ms. 30. 9. 1974

1. Einleitung

Erscheinungen der tages- und jahresperiodischen Aktivität sind bei den Gliridae bereits verschiedentlich untersucht worden. Je nach den Fragestellungen wurden diese Untersuchungen im Labor (u. a. OSTERMANN 1955; KÖNIG 1960; SAINT GIRONS 1960, 1966; POHL 1968) oder im Freigehege (u. a. VIETINGHOFF-RIESCH 1960; WALHOVD

[1] Herrn Prof. Dr. H. ENGLÄNDER zum 60. Geburtstag gewidmet.

Z. Säugetierkunde 40 (1975) 74—89

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

1971) durchgeführt. Die meisten dieser Untersuchungen erstreckten sich über relativ kurze Zeitabschnitte.

Zusätzlich zu diesen Versuchsreihen erscheint von Interesse, wie bei Schläfern Beginn und Ende der synchronisierten Aktivitätsperiodik im natürlichen Biotop ohne Einfluß von Versuchsbedingungen und beim Zusammenwirken aller exogenen Faktoren verlaufen. Derartige Freilanduntersuchungen könnten einen Beitrag zu der Frage leisten, ob unter natürlichen Bedingungen L : D — Verhältnis und Dämmerungsdauer bei dunkelaktiven, winterschlafenden Arten jene Rolle spielen, die ihnen aufgrund von Modellvorstellungen und Laborversuchen zugeordnet worden sind (Wever 1967; Aschoff 1969).

2. Material und Methode

Die Suche nach möglichst störungsfreien Methoden zur Registrierung von Aktivitätsbeginn und -ende trifft im Freiland stets auf erhebliche Schwierigkeiten. Diese Schwierigkeiten lassen sich bei Schläfern zunächst dadurch eingrenzen, daß man für die Untersuchungen solche Siebenschläfer und Haselmäuse auswählt, die zum Tagesschlaf künstliche Nistkästen aufsuchen. Beginn und Ende der täglichen Aktivitätsperiode können hier relativ einfach bestimmt werden, da das Flugloch eine gut kontrollierbare Grenze darstellt: Siebenschläfer und Haselmäuse verbringen ihre Ruhephase am Tage innerhalb des Kastens, ihre Aktivität während der Nacht außerhalb des Kastens. Das Verlassen des Kastens wurde daher als Beginn der Aktivitätsphase gewertet.

Aufsuchen und Verlassen des Kastens werden mit Infrarot-Lichtschranken registriert. Die Aufzeichnung der Photodiodensignale erfolgt mit Hilfe von Magnetschreibern (Fuess, Chronograph 109). Störungen im Verhalten der Tiere, deren Ursachen den Lichtschranken zugeschrieben werden müßten, konnten nicht beobachtet werden. Zudem ließen sich bei Fransenfledermäusen, die nach derselben Methode untersucht wurden, Beobachtungen machen, die auf eine weitgehende Störungsfreiheit der Methode schließen lassen (Laufens 1973a).

Zur Lichtwertmessung diente ein Spiegelgalvanometer (Lange Multiflex G. A. 18) mit einem dazu geeichten Selenelement. Das Selenelement wurde jeweils unterhalb des Untersuchungskastens in Richtung des Flugloches angebracht.

Alle angegebenen Zeitwerte entsprechen der mitteleuropäischen Zeit. Sonnenauf- und -untergangszeiten sind einer Tabelle des Deutschen Wetterdienstes für die 10 km entfernt liegende Wetterstation Bad Marienberg entnommen worden.

Die Versuche wurden in den Wäldern der Umgebung Hachenburgs (Oberwesterwald, 50° 40' N, 7° 50' O) durchgeführt.

Die Daten für die Haselmäuse stammen aus den Jahren von 1968 bis 1973. Die Zahl der in den verschiedenen Monaten insgesamt untersuchten Tiere geht aus Tabelle 2 hervor. Die Untersuchungsdauer wechselt von Tier zu Tier (vgl. 3.1. und 4.1.).

Den Ergebnissen an Siebenschläfern liegen im wesentlichen zwei Untersuchungsserien zugrunde: Die erste, kleinere Untersuchungsserie (1968) wurde mit einem Weibchen von Ende August bis Ende September durchgeführt. Die zweite, längere Serie (1969) erstreckte sich von Ende Juni bis Ende September. Während dieser Zeit bekam das untersuchte Weibchen seine Jungen. Im Anschluß an diese Serie wurden von Ende September bis Ende Oktober parallel zwei bis drei Tiere an verschiedenen Kästen untersucht.

Weitere Registrierungen mit anderen Siebenschläfern waren wegen der frühzeitigen Abwanderung der Tiere von geringem Informationswert. Alle Ergebnisse aus diesen kurzzeitigen Versuchen lassen sich jedoch ohne weiteres in die Ergebnisse der beiden längeren Untersuchungsserien einordnen.

3. Allgemeine Beobachtungen

3.1. *Muscardinus avellanarius*

Haselmäuse finden sich in den Nistkästen des Untersuchungsgebietes von etwa Anfang Juli bis Mitte November. Die Zahl der gefundenen Tiere war in den verschiedenen Jahren und Jahreszeiten sehr unterschiedlich. Meist nahm sie zum Herbst hin auffällig zu. Dies stimmt mit den Beobachtungen von Pielowski und Wasilewski (1960) sowie Schulze (1970) überein. Von Mitte Oktober an verringerte sich die Zahl der

Haselmäuse wieder. Wahrscheinlich beginnen Haselmäuse schon in dieser Zeit frostsichere Winterschlafplätze aufzusuchen. Die letzten Tiere verlassen die Nistkästen im November, oft erst geraume Zeit nach den ersten Frostnächten und Schneefällen. Vor ihrem endgültigen Auszug trifft man diese Tiere meist in tiefer Lethargie an. Sie bleiben dann 3—4 Tage und Nächte hintereinander in ihrem Nest im Kasten, erwachen schließlich abends zur Zeit des üblichen Aktivitätsbeginns und verlassen dann den Kasten endgültig.

Mit Ausnahme weniger Fälle bewohnten alle untersuchten Haselmäuse ihren Kasten allein. Die gleichen Beobachtungen machten Kahmann und v. Frisch (1950). Haselmäuse wechseln im Verlauf des Sommers öfter ihr Quartier. Die Aufenthaltsdauer eines Tieres im jeweils ausgesuchten Kasten ist bei den einzelnen Tieren sehr unterschiedlich. Sie schwankt in der Regel zwischen 8 Tagen minimal und 8 Wochen maximal. Eines der untersuchten Tiere wechselte in unregelmäßigen Abständen zwischen zwei ca. 100 m auseinanderliegenden Nistkästen. Kahmann und v. Frisch fanden, daß solche Quartierwechsel häufiger zwischen 3—4 Nestern stattfinden. Mehrmals konnte beobachtet werden, daß mit dem Beginn von Schlechtwetterperioden vorher verlassene Quartiere in Nistkästen wiederum aufgesucht wurden.

Sämtliche von Haselmäusen im Untersuchungsgebiet benutzten Kästen hängen an Stellen, an denen Buchenunterholz und Jungfichten unmittelbar oder nur wenig entfernt vorkommen. Sidorowicz (1959) charakterisiert das Haselmausbiotop u. a. ebenfalls durch dichtes Unterholz, Laub- und Mischwald.

Für eine Registrierung der Aktivitätsperiodik ist das Verhalten der Tiere bei Verlassen und Aufsuchen der Nisthöhle von besonderer Bedeutung. Beim abendlichen Ausgang hielten sich alle untersuchten Haselmäuse zunächst eine Zeitlang im Flugloch auf. Je nach Tier dauert dies zwischen 1—20 Minuten. Der abendliche Aktivitätsbeginn wurde deshalb mit dem ersten registrierten Erscheinen eines Tieres im Flugloch gleichgesetzt.

Während des Sommers kehrt die Mehrzahl der Haselmäuse nachts nicht oder nur sehr selten in ihr Tagesquartier zurück. Im Herbst suchen dagegen viele Haselmäuse nachts vorübergehend ihren Kasten auf.

Wenn Haselmäuse morgens in ihr Tagesquartier zurückgekehrt sind, verlassen sie dies in der Regel nicht mehr bis zum Abend. Auch im Herbst ändert sich dieses Verhalten nicht. Im Gegensatz zu manchen Labor-, Freigehege- und Freilandbeobachtungen (Zusammenfassung bei Saint Girons 1966) konnte bei zahlreichen Lichtschrankenregistrierung während des Tages und bei allen Direktkontrollen bisher nie ein Verlassen des Kastens während des Tages festgestellt werden. Eine gelegentliche Aktivität von Tieren innerhalb des Kastens im Verlauf des Tages wurde dagegen beobachtet.

3.2. *Glis glis*

Die Mehrzahl der beobachteten und untersuchten Siebenschläfer bezieht schon kurz nach dem Ausschlüpfen der jungen Meisen bzw. Kleiber im Laufe des Juni deren Nistkästen.

Wie die Haselmäuse, so wechseln viele Siebenschläfer im Verlauf des Sommers und Herbstes mehrfach ihr Quartier. Dies gilt nach den bisherigen Beobachtungen insbesondere für die Männchen und im Herbst für die Jungtiere. Auch bei Siebenschläfern nimmt die Zahl der mit Tieren belegten Kästen im September und Oktober zu. Es dürfte sich dabei vor allem um dort eingewanderte Jungtiere handeln (König 1960).

Das Verlassen der Höhle am Abend gleicht dem der Haselmäuse und wird bereits genauer bei Vietinghoff-Riesch (1960) beschrieben. Eine eindeutig auswertbare Registrierung ist dabei jederzeit gewährleistet.

In den weitaus meisten Fällen kehren die Siebenschläfer nachts nicht in ihr Tagesquartier zurück. Erst in der ersten Augusthälfte ändert sich dies und in vielen Nächten wird ein vorübergehender Kastenaufenthalt registriert. Diese Aufenthalte fallen dann meist in die Zeit von 23.30 bis 24.00 h.

Beim morgendlichen Eingang in die Höhle halten sich Siebenschläfer im Gegensatz zu den Haselmäusen häufig — wie abends beim Ausgang — längere Zeit im Flugloch der Höhle auf.

Obwohl ein gelegentliches Verlassen des Kastens während des Tages grundsätzlich nicht auszuschließen ist, konnte es bisher weder eindeutig registriert noch beobachtet werden. Mit der durchgehenden Tagesanwesenheit der Bilche in der Nisthöhle hängt auch zusammen, daß sich an den Rändern des Nestes oft beträchtliche Kotmengen ansammeln, die von Zeit zu Zeit nach dem abendlichen Ausgang des Tieres entfernt wurden, um so auf einen weiteren Aufenthalt des Tieres im Kasten hinzuwirken. Ähnliche Beobachtungen und Vermutungen zu diesem Tagesverhalten macht LÖHRL (1960).

Im Labor gelten Siebenschläfer im Gegensatz zu diesen Beobachtungen als nicht ausgeprägt dunkelaktive Säuger mit jahreszeitlich schwankender, aber mehr oder weniger deutlich ausgeprägter Dämmerungs- oder Tagaktivität (OSTERMANN 1955; SAINT GIRONS 1966).

4. Zeiten für Aktivitätsbeginn und -ende

4.1. Jahresperiodischer Verlauf

In den Abbildungen 1a und 1b sind die Ergebnisse von zwei längeren Untersuchungsserien an Haselmäusen aufgetragen. Während in Abb. 1a die Zeiten von sechs verschiedenen, im gleichen Jahr (1969) nacheinander untersuchten Haselmäusen wiedergegeben wird, stammen die Zeiten in Abb. 1b von Untersuchungen an zwei Kästen. Aufgrund äußerer Merkmale läßt sich vermuten, daß sich im Verlauf des Jahres in diesen beiden Kästen jeweils dieselben Haselmäuse aufhielten. Abb. 2 schließlich gibt die Ergebnisse von einer der beiden Untersuchungsserien an Siebenschläfern wieder.

Folgende Gemeinsamkeiten lassen sich aus allen drei Abbildungen erkennen:

1. Im Vergleich zum Sonnenuntergang (SU) beginnen Haselmäuse und Siebenschläfer im Sommer mit ihrer Aktivzeit früher als im Herbst. Mit Ausnahme von vier Untersuchungstagen beim Siebenschläfer beenden alle untersuchten Tiere ihre Aktivität vor Sonnenaufgang (SA).
2. Die Zeitspannen zwischen Aktivitätsbeginn und Sonnenuntergang bzw. Aktivitätsende und Sonnenaufgang werden zum Herbst hin größer. Dies gilt für Haselmäuse in stärkerem Maße als für Siebenschläfer. Die Aktivitätsdauer bleibt also immer mehr hinter der wachsenden Dunkelzeitdauer zurück.
3. Bei den meisten untersuchten Tieren ist das Aktivitätsende etwas weiter vom Sonnenaufgang entfernt als der Aktivitätsbeginn vom Sonnenuntergang.

Zu den im Sommer relativ geringen Zeitdifferenzen zwischen Aktivitätsbeginn und Sonnenuntergang gehören entsprechend hohe Ausgangshelligkeiten. Sie lagen für zwei Haselmäuse (Tier I und II in Abb. 1a) im Juli und August zwischen 0,68 und 7 Lux. Im September waren die Ausgangshelligkeiten für eines der Tiere schon deutlich niedriger, etwa 0,16—1,7 Lux. Im Oktober schließlich wurden für eine andere Haselmaus (Tier IV in Abb. 1a) nur noch Werte zwischen 0,02 und 0,07 Lux gemessen.

Die engen Beziehungen zwischen der Lichtperiodik und der Aktivitätsperiodik lassen sich nicht nur durch die Vergleiche zwischen Aktivitätsbeginn und Sonnenuntergang einerseits bzw. Aktivitätsende und Sonnenaufgang andererseits ausdrücken. Besonders vorteilhaft zur Formulierung dieser Beziehungen sind Zeitvergleiche zwischen

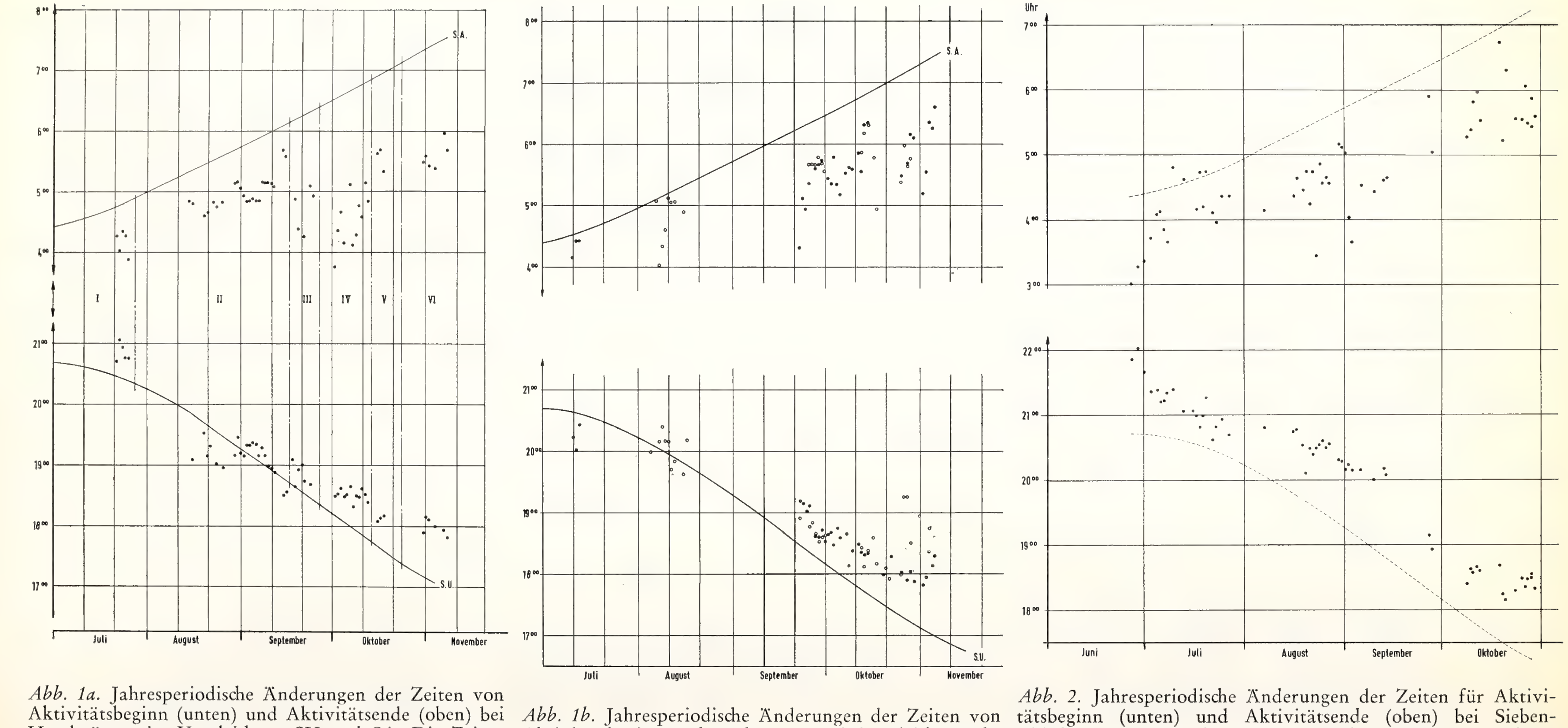


Abb. 1a. Jahresperiodische Änderungen der Zeiten von Aktivitätsbeginn (unten) und Aktivitätsende (oben) bei Haselmäusen im Vergleich zu SU und SA. Die Zeiten sind von sechs (I—VI) verschiedenen, im Jahre 1969 nacheinander untersuchten Tieren zusammengestellt

Abb. 1b. Jahresperiodische Änderungen der Zeiten von Aktivitätsbeginn und -ende von zwei, im gleichen Jahr (1973) untersuchten Haselmäusen. (Gleiche Symbole repräsentieren gleiche Tiere.)

Abb. 2. Jahresperiodische Änderungen der Zeiten für Aktivitätsbeginn (unten) und Aktivitätsende (oben) bei Siebenschläfern. Die Daten bis Mitte September stammen von einem Tier, die nachfolgenden Daten von verschiedenen, im gleichen Jahr untersuchten Tieren

Tabelle 1

Mittlere Phasenwinkeldifferenzen, gemessen in Minuten von der Aktivitätsmitte bis zur wahren Dunkelzeitmitte

Monats-hälften	Siebenschläfer			Haselmäuse			2 einzeln untersuchte Haselmäuse			
	Mittl. PWD in Min.	Zahl der Werte	Zahl d. Tiere	Mittl. PWD in Min.	Zahl der Werte	Zahl d. Tiere	PWD	Zahl d. Werte	PWD	Zahl d. Werte
Juni II	0,8	3	1				16	3		
Juli I	–5,9	8	1	6,8	5	2				
II	–0,9	8	1	6,8	5	1			11,2	8
Aug. I				13,9	10	2				
II	3,3	15	2	24,1	13	2				
Sept. I	15,2	17	2	22,3	12	1				
II	14,0	6	1	20,4	20	4	16,5	6	10,6	6
Okt. I	11,4	5	2	25,1	33	6	13,5	12	11,1	5
II	10,4	10	3	18,9	19	5	19,4	4	–6,9	4
Nov. I				17,8	10	2	10,3	5		

Dunkelzeitmitte und Aktivitätszeitmitte. Eine Untersuchung dieser korrespondierenden Phasenwerte läßt nach den Vorstellungen von Aschoff (1965) am ehesten Rückschlüsse auf die Phasenlage der Aktivitätsperiodik im Vergleich zur synchronisierenden Licht-Dunkel-Periodik zu. Die Zeitdifferenzen zwischen Aktivitätsmitte und Dunkelzeitmitte werden als *positive* Phasenwinkeldifferenzen (PWD) bezeichnet, wenn die Phase der biologischen Periodik, also die Aktivitätszeitmitte früher eintritt als die korrespondierende Phase der Lichtperiodik. Im umgekehrten Falle bezeichnet man die Phasenwinkeldifferenzen als *negativ* (Aschoff et al. 1965).

Die Dunkelzeitmitte wird hier aus den täglichen Zeiten für den Sonnenauf- und den Sonnenuntergang ermittelt. Tab. 1 gibt eine Übersicht über die in zwei Untersuchungsjahren an Siebenschläfern und insgesamt in fünf Untersuchungsjahren an verschiedenen Haselmäusen erhaltenen Phasenwinkeldifferenzen.

Wie die in Tab. 1 und in Abb. 3 dargestellten mittleren Phasenwinkeldifferenzen zeigen, ändert die Aktivitätsmitte ihre Lage gegenüber der Dunkelzeitmitte im Verlauf des Sommerhalbjahres nicht sehr stark. Die minimalen Werte im Sommer und die maximalen Werte im Herbst liegen 21.1 Minuten (Siebenschläfer) bzw. 18.3 Minuten (Haselmäuse) auseinander. Insgesamt ist sowohl bei Siebenschläfern als auch bei Haselmäusen vom Sommer zum Herbst hin ein Vorrücken der Aktivitätszeitmitte gegenüber der Dunkelzeitmitte festzustellen. Im Verlauf des Herbstes verschiebt sich die Mitte der Aktivitätszeit dann wieder ganz leicht in Richtung zur Dunkelzeitmitte.

Diese Feststellungen sind für die Siebenschläfer etwas eindeutiger als für die Hasel-

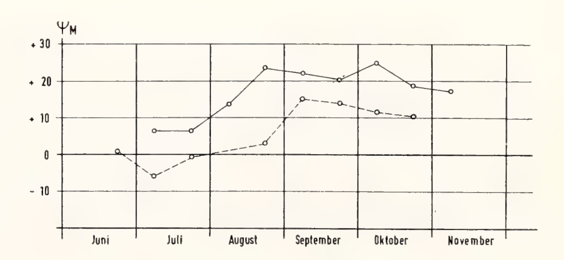


Abb. 3. Mittlere Phasenwinkeldifferenzen zwischen Aktivitätsmitte und Dunkelzeitmitte in Minuten. Gestrichelte Linie = Siebenschläfer, ausgezogene Linie = Haselmäuse. Weitere Erläuterungen im Text und Tab. 1

mäuse. Denn die Annahme, daß bei den Haselmäusen von Ende August bis Mitte Oktober maximal positive Phasenwinkeldifferenzen auftreten, wird durch zwei Umstände beeinträchtigt: Einmal wurden die Mittelwerte der Monatshälften bei Haselmäusen überwiegend aus den Werten von verschiedenen Tieren gebildet, so daß alle individuellen Unterschiede in Abhängigkeit von der Zahl der Daten miteingehen und das Ergebnis unter Umständen verfälschen. Zum anderen beruhen die Mittelwerte für die zweite Julihälfte und erste Septemberhälfte jeweils nur auf den Daten von einem Tier, während die Werte für die übrige Zeit aus den Daten von 2—6 Tieren gemittelt werden konnten.

Es ist deshalb bemerkenswert, daß die beiden 1973 über längere Zeit hin untersuchten Haselmäuse keine systematischen Änderungen der Phasenwinkeldifferenzen vom Sommer zum Herbst hin zeigten (Tab. 1). Unter Umständen ändern also Haselmäuse ihre Phasenlage gegenüber der der Licht-Dunkelperiodik weit weniger deutlich, als es nach den mittleren Phasenwinkeldifferenzen aus allen Untersuchungsjahren den Anschein hat.

4.2. Streuung

Die Abb. 1 und 2 zeigen, daß neben periodischen Änderungen der Zeiten für Aktivitätsbeginn und -ende zusätzlich deutliche Schwankungen dieser Zeiten von Tag zu Tag auftreten und dies wiederum in unterschiedlicher Stärke im Verlauf der verschiedenen Monate.

Diese Schwankungen der Zeiten für Aktivitätsbeginn und -ende sowie die der Phasenwinkeldifferenzen von Aktivitätsmitte zu wahrer Dunkelzeitmitte können mit Hilfe der Standardabweichungen beurteilt werden. Für diese Untersuchung sind hier nur die Werte von solchen Tieren ausgewählt worden, die innerhalb einer Monatshälfte mindestens 4 Tage nacheinander beobachtet werden konnten. Bei Tieren, die länger als 15 Tage registriert werden konnten, wurde der Untersuchungszeitraum in kürzere Zeitabschnitte zerlegt. Die so erhaltenen Ergebnisse sind nach Monatshälften, Untersuchungsjahren und Individuen getrennt in Tab. 2 zusammengefaßt.

Vergleich der Streuungen von Aktivitätsbeginn und -ende

Die in Tab. 2 zusammengestellten Werte zeigen, daß bei den Siebenschläfern in 4 von insgesamt 8 Fällen die Zeiten für das Aktivitätsende signifikant stärker streuen als die Zeiten für den Aktivitätsbeginn (F-Test, $p < 0{,}01$). Auch in den restlichen 4 Fällen ist die Standardabweichung für die Zeiten des Aktivitätsendes jeweils größer.

Bei den Haselmäusen sind in 8 von 15 Fällen die Streuungen der Zeiten für das Aktivitätsende signifikant größer als die für den Aktivitätsbeginn (F-Test, $p < 0{,}05$). Nur in einem Falle streuen hier die Zeiten für den Aktivitätsbeginn gesichert stärker. Zum gleichen Ergebnis gelangt man, wenn die Streuungen mit Hilfe der Restvarianz anstelle der Standardabweichung berechnet werden.

Insgesamt kann also für beide Arten gelten, daß die Zeiten für den Aktivitätsbeginn weniger streuen als die für das Aktivitätsende.

Jahresgang der Streuung

Wie die Werte der Tab. 2 zeigen, ändern sich die Standardabweichungen im Verlauf des Jahres. Die Gemeinsamkeiten dieser Änderungen für Aktivitätsbeginn und -ende lassen sich an den Änderungen der Standardabweichungen für die Phasenwinkeldifferenzen zwischen Dunkelzeitmitte und Aktivitätszeitmitte ablesen. Tab. 2 und Abb. 4 zeigen, daß bei allen Versuchsserien mit Haselmäusen jeweils im September oder in der ersten Oktoberhälfte die niedrigsten Standardabweichungen der PWD

Tabelle 2

Standardabweichungen in Minuten für die Phasenwinkeldifferenzen

Zeitraum	Siebenschläfer			Haselmäuse			
	ψ_A	ψ_E	PWDψ_M		ψ_A	ψ_E	PWDψ_M
Juni II			6,5				
Juli I	7,2	20,0*	8,6				
Juli II	6,9	18,2*	10,4	a	8,5	13,6	7,3
Aug. I	—	—	—				
				c	15,3	23,0	9,6
Aug. II	9,5	27,8*	14,2	a	16,4	10,8	10,2
Sept. I	13,6	16,3	12,8	a	10,3	10,5	3,8
	6,3	10,2	5,9				
Sept. II				a	11,4	23,3*	16,5
	12,5	19,6	5,6	b	12,1	26,7*	11,2
				c	2,7	10,4*	2,5
				a	8,4	22,4*	14,9
Okt. I	9,7	16,5	11,6	b	8,6	16,1*	9,2
				c	12,7	34,1*	17,4
				b	8,3	32,5*	9,9
Okt. II	14,5	39,5*	18,6	c	37,2	14,2	13,6
				d	10,9	24,1*	10,0
Nov. I				a	8,8	7,7	6,1
				b	15,8	33,3	24,7

Aktivitätsbeginn — SU = ψ_A; Aktivitätsende — SA = ψ_E; Aktivitätsmitte — Dunkelzeitmitte = PWD ψ_M; * bedeutet S. d. von ψ_E signifikant größer als S. d. von ψ_A (Schranken im Text). a = verschiedene 1969 untersuchte Haselmäuse; b und c zwei 1973 untersuchte Haselmäuse; d = eine 1968 untersuchte Haselmaus.

Aktivitätsmitte/Dunkelzeitmitte auftreten. Bei Siebenschläfern ist in der ersten Oktoberhälfte ebenfalls eine Abnahme der Standardabweichungen für diese Phasenwinkeldifferenzen festzustellen. Die Streuungen der Aktivitätszeiten gegenüber der Lichtperiodik sind demnach um die Zeit des Äquinoktiums niedriger als im Sommer oder Spätherbst.

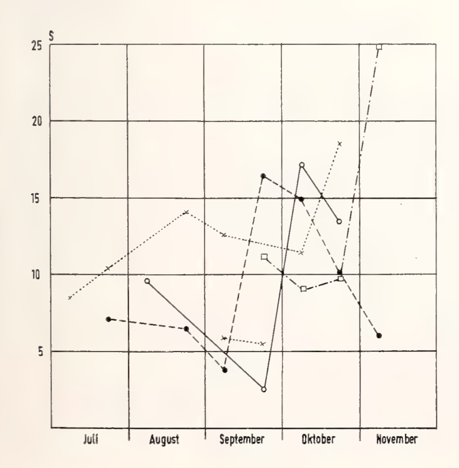


Abb. 4. Standardabweichung s der PWD von Aktivitätsmitte zu Dunkelzeitmitte für jeweils 15-Tage-Intervalle (s in Min.). (Gleiche Symbole gehören zu gleichen Tieren bzw. Versuchsjahren.)

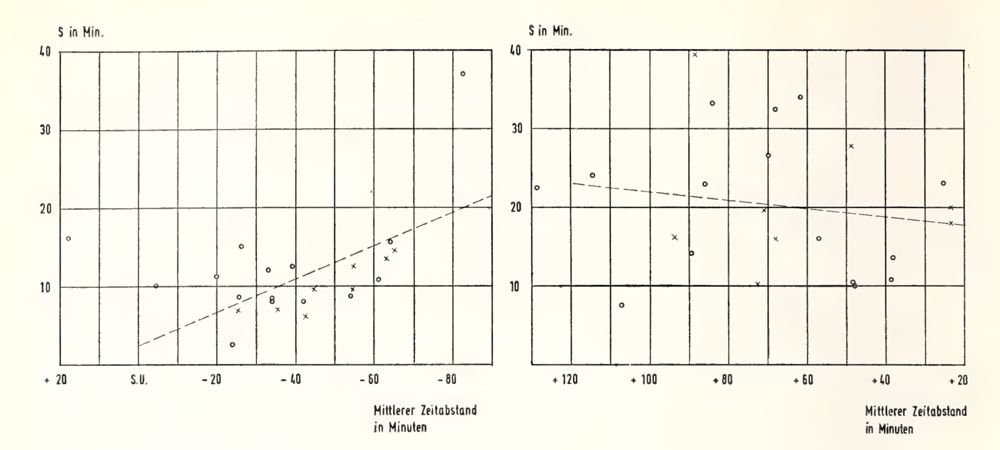


Abb. 5. Standardabweichung von Aktivitätsanfang (links) und Aktivitätsende (rechts) in Abhängigkeit von der mittleren Entfernung von Sonnenuntergang bzw. Sonnenaufgang. Die Wertepaare wurden jeweils aus den Daten einer Monatshälfte erstellt. × = Siebenschläfer, ○ = Haselmäuse

Abhängigkeit von der mittleren Entfernung zum SU und SA

Trägt man die Standardabweichungen für den Aktivitätsbeginn als Funktion des zugehörigen mittleren Zeitabstandes vom SU auf, so ergibt sich eine weitere Bezugsgröße für die Streuung (Abb. 5): Die Streuung für den Aktivitätsbeginn ist bei geringen mittleren Zeitabständen vom SU niedriger als bei größeren mittleren Zeitabständen. Der Steigungskoeffizient dieser Korrelation beträgt 0,21. Die Korrelation ist gesichert ($r = 0{,}6$, $p < 0{,}001$).

Für die Beziehung des Aktivitätsendes zum mittleren Zeitabstand vom SU ergibt sich nach dem äußeren Eindruck ein ähnlicher, aber mit den bisherigen Daten nicht gesicherter Zusammenhang: Die meisten Wertepaare erwecken den Eindruck, daß die Streuung des Aktivitätsendes mit zunehmender mittlerer Entfernung vom SA etwas größer wird.

4.3. Einfluß der Außentemperatur

Man kann annehmen, daß als Ursache für die täglichen Streuungen neben endogenen auch exogene Faktoren eine Bedeutung haben. Außer der Lichtperiodik kommt bei Arten mit heterothermem Verhalten die Außentemperatur als bestimmender Faktor in Frage.

Im Freiland ist es schwierig, den Einfluß von Faktoren nachzuweisen, die in einem Abhängigkeitsverhältnis von der Lichtperiodik stehen. Hinweise auf die Wirkung eines derartigen Faktors kann man allenfalls dann erhalten, wenn er sich extrem stark verändert, ohne daß die übrigen Außenfaktoren in derselben Richtung in ähnlich starkem Maße mitziehen. Ein solcher Fall einer Temperaturänderung wird in Abb. 6 in bezug zum Aktivitätsverhalten einer Haselmaus dargestellt. Der Zeitraum vom 20. 8. bis 15. 9. zerfällt von den Außentemperaturbedingungen her in zwei große Abschnitte:

1. In der Zeit vom 20. 8. bis 31. 8. treten Tageshöchsttemperaturen zwischen 7—12° C in Verbindung mit hohen Niederschlagsmengen auf.
2. Im Zeitraum zwischen dem 31. 8. bis 14. 9. lagen die Tageshöchsttemperaturen zwischen 14—19° C. Sie waren verbunden mit relativ niedrigen Niederschlagsmengen.

Diesen beiden deutlich unterschiedlichen Witterungsepochen lassen sich auch sichtbar verschiedene Zeiten für den Aktivitätsbeginn der Haselmaus zuordnen:

1. Zum kühleren ersten Zeitraum gehören vor allem Ausgangszeiten zwischen 18.50 und 19.02 h.
2. Zum nachfolgenden wärmeren Zeitraum gehören deutlich spätere Zeiten des Aktivitätsbeginns, etwa zwischen 19.09 und 19.23 h.

Der Unterschied zwischen den Zeiten für den Aktivitätsbeginn in den beiden Serien ist signifikant (Mann-Whitney-U-Test, $p < 0{,}025$ bei einseitiger Fragestellung).

Einen sehr deutlichen Hinweis darauf, daß die beiden Zeitserien im Zusammenhang mit den beiden Epochen unterschiedlicher Außentemperaturen gesehen werden müssen, liefern die Lichtwerte für den Aktivitätsbeginn. In der kühleren Schlechtwetterperiode lagen die Lichtwerte für den Aktivitätsbeginn um ca. 4 Lux. In der nachfolgenden warmen Schönwetterperiode, in der das untersuchte Tier später den Kasten verließ, lagen die Lichtwerte nur zwischen 0,13 und 1,7 Lux. Annähernd ähnlich deutliche Unterschiede innerhalb weniger Wochen wurden sonst nie beobachtet.

Stark ansteigende Außentemperaturen bedingen also bei der untersuchten Haselmaus einen merkbar späteren Aktivitätsbeginn. Ein solches Verhalten fällt deshalb besonders auf, weil die während der gleichen Zeit untersuchten Fransenfledermäuse genau umgekehrt reagierten (LAUFENS 1973 b).

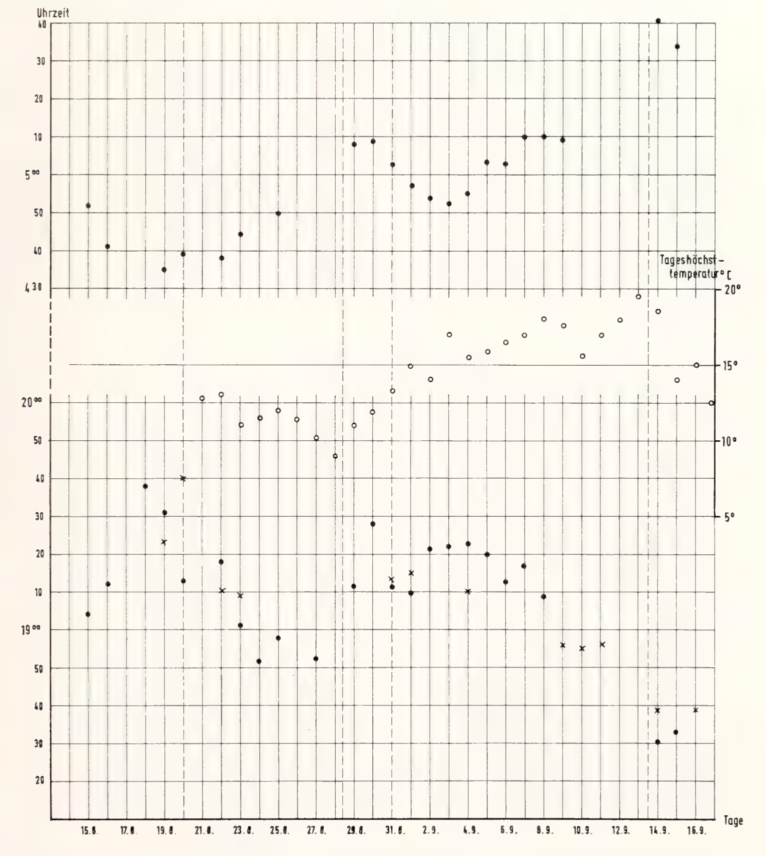


Abb. 6. Einfluß von Lichtperiodik und Außentemperatur auf Aktivitätsbeginn und -ende bei einer Haselmaus. ○ = Tageshöchsttemperaturen, ● = Zeiten des Aktivitätsbeginns bzw. -endes, × = Zeiten für die Helligkeit 1 Lux. Weitere Angaben im Text

Ein eventueller Einfluß der Außentemperaturen auf das Aktivitätsende ist aus Gründen der stärkeren Streuung des Aktivitätsendes und wegen der Verspätung des Sonnenaufgangs schwieriger abzuschätzen. Immerhin ist festzustellen, daß sich die Aktivitätsdauer zwischen dem 20. 8. bis 28. 8. einerseits und dem 31. 8. bis 8. 9. andererseits nicht signifikant änderte (Mann-Whitney-U-Test). Man könnte also annehmen, daß sich mit Erhöhung der Außentemperaturen nicht nur die Zeiten für den Aktivitätsbeginn, sondern auch die für das Aktivitätsende verspäten.

Das vorstehend beschriebene Temperaturverhalten der Haselmäuse kann nicht häufiger belegt werden, da in keiner anderen Versuchsserie ähnlich gegensätzliche Außentemperaturen nacheinander auftraten. Andeutungen für ein vergleichbares Verhalten wurden jedoch noch bei einer anderen Haselmaus erhalten.

Bei den untersuchten Siebenschläfern finden sich ebenfalls Hinweise dafür, daß sich bei stark abfallenden Außentemperaturen der Beginn der Aktivitätszeit etwas verfrüht bzw. bei stark ansteigenden Außentemperaturen verspätet. Insgesamt sind jedoch alle beobachteten Reaktionen dieser Art weit weniger auffallend als das beschriebene Verhalten der Haselmaus. Einmal ist dies wiederum dadurch begründet, daß innerhalb der Untersuchungszeit bei Siebenschläfern nur sehr kurzfristige Temperaturänderungen vorkamen. Andererseits muß man berücksichtigen, daß bei den untersuchten Siebenschläfern oft noch Jungtiere im Kasten waren (siehe 3.2.).

5. Diskussion

5.1. Freilandaktivität und Freigehege- bzw. Laboraktivität

Beginn und Ende der Aktivität von Haselmäusen und Siebenschläfern sind bereits unter recht verschiedenen äußeren Bedingungen untersucht worden. Die hier im natürlichen Biotop unter Einfluß aller Umweltfaktoren erhaltenen Ergebnisse stimmen mit den Ergebnissen früherer Labor- und Freigehegeuntersuchungen zwar in vielfacher Weise überein, lassen aber in mehrfacher Hinsicht auch Unterschiede erkennen.

Zunächst zeigt sich, daß die im Freiland in Nistkästen untersuchten Haselmäuse und Siebenschläfer im Gegensatz zum Labor (Ostermann 1955) oder Freigehege (Vietinghoff-Riesch 1960; Walhovd 1971) keine oder nur eine sehr geringe Tagaktivität zeigen.

Möglicherweise ist dieses Verhalten z. T. eine Folge des Aufenthaltes in den Nistkästen. Denn die Höhe der Kästen (3 bis 5 m), die Schwierigkeit des Herauskletterns insbesondere bei Siebenschläfern und die merkbare Helligkeitsschranke zwischen dem Kasteninneren und dem -äußeren könnten für kleinere Aktivitätsschübe außerhalb des Kastens eine Schwelle bilden.

Leider liegen bei Schläfern bisher keine Untersuchungen an ein und demselben Individuum im Labor, Freigehege und Freiland vor. Erst hierdurch würden eindeutigere Schlußfolgerungen möglich.

5.2. Jahresperiodik von Aktivitätsbeginn und -ende

Der Befund, daß die eigentliche lokomotorische Aktivität der Haselmäuse und Siebenschläfer in die Dunkelzeit fällt, bedeutet nicht, daß diese Aktivität starr an die Dunkelzeitdauer gebunden ist. Dies wird deutlich, wenn man die Aktivitätsdauer als Funktion der Dunkelzeitdauer aufträgt (Abb. 7). Ein solcher Graph zeigt, daß sich die Aktivitätsdauer immer etwas weniger ändert als die Dunkelzeitdauer. Dies ist eine allgemeine Eigenschaft der Aktivitätsrhythmik, die für andere Arten schon mehrfach beschrieben wurde (z. B. Aschoff 1969; Aschoff et al. 1970).

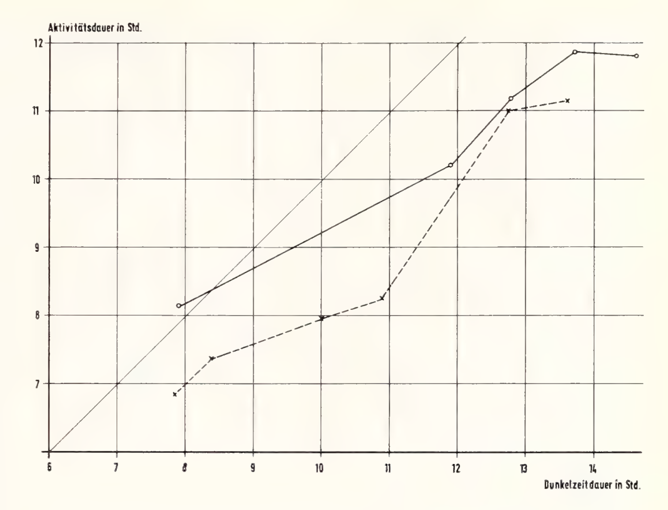


Abb. 7. Aktivitätsdauer als Funktion der Dunkelzeitdauer. Die Wertepaare wurden jeweils aus den Mittelwerten für Monatshälften erstellt. × = Siebenschläfer, ● = Werte von einer Haselmaus

Die Verzögerung der Aktivitätsdauer gegenüber der Dunkelzeitdauer hängt äußerlich mit den wechselnden Zeitabständen zwischen SU und Aktivitätsbeginn bzw. SA und Aktivitätsende zusammen.

Bei den meisten der hier untersuchten Tiere werden die Zeitabstände zwischen SU und Aktivitätsbeginn vom Sommer zum Herbst hin größer, aber weniger deutlich als die Zeitdifferenz zwischen Aktivitätsende und SA. Ähnliche Resultate erhielt man im entsprechenden Zeitraum für zwei im Zimmer untersuchte Gelbhalsmäuse (Erkinaro 1970) und für zwei von Walhovd (1971) im Freigehege untersuchte Haselmäuse.

Aus den hier beschriebenen Freilandversuchen gewinnt man den Eindruck, daß der Aktivitätsbeginn bei den meisten Haselmäusen und auch bei den Siebenschläfern stärker an den SU gebunden ist als umgekehrt das Aktivitätsende an den SA. Laborversuche mit wechselnden L:D-Verhältnissen an *Eliomys quercinus* (Daan 1973) und *Glaucomys volans* (de Coursey 1972) verweisen auf einen prinzipiell ähnlichen Zusammenhang. Aus einer stärkeren Bindung des Aktivitätsbeginnes an den SU und einer weniger starken Bindung des Aktivitätsendes an den SA folgt dann bei sich ändernden L:D-Verhältnissen eine Vorverlagerung der Aktivitätsmitte gegen die Dunkelzeitmitte (Abb. 3).

Nach der Erlinger Modellvorstellung sind positive Phasenwinkeldifferenzen zwischen Aktivitäts- und Dunkelzeitmitte dadurch zu erklären, daß die endogene Spontanperiodik die Tendenz zu einer kürzeren Periode als der des Zeitgebers hat (Aschoff und Wever 1962; Hoffmann 1963). Die Zunahme der Phasenwinkeldifferenzen vom Sommer zum Herbst hätte demnach ihre Ursache in einer verstärkten Tendenz zur Verkürzung der endogenen Spontanperiodik, d. h. im Vorauseilen der Aktivitätsphase gegenüber der Dunkelphase. Nach den Überlegungen von Aschoff (1969) und Wever (1967) müssen Phasenlagenänderungen vor allem als eine Folge von Änderungen einzelner Größen der Lichtperiodik gesehen werden. Die wichtigsten Änderungen ereignen sich hier im Verhältnis von Licht- und Dunkelzeit und in der Dauer der Dämmerungszeit. Auf niedrigen Breiten sind die jahreszeitlichen Änderungen der Dämmerungsdauer nicht sehr ausgeprägt. Sie können daher hier vernachlässigt werden. Für die Wirkung des L:D-Verhältnisses gilt, daß durch zunehmende Dunkelzeitdauer die Phase dunkelaktiver Arten nach vorne geschoben wird. Die bei den beiden Schläferarten gefundenen Ergebnisse lassen sich mit diesen Modellvorstellungen in Einklang bringen.

Eine solche Deutung wird jedoch bislang nur unvollkommen gestützt. Bei Haselmäusen ist die genaue Abhängigkeit der Aktivitätsperiodik von den Beleuchtungsbedingungen im Sinne der Circadianregel nicht bekannt. Für Siebenschläfer konnte

unter konstanten Laborbedingungen bisher nur gezeigt werden, daß sich die Periodenlänge innerhalb bestimmter Helligkeitsbereiche im Sinne der Circadianregel ändert (Pohl 1968a).

Alternative Deutungen mit Hilfe anderer oder abgewandelter Modellvorstellungen (de Coursey 1961, 1972) sind möglich, jedoch fehlen dazu ebenfalls spezielle Nachweise an Siebenschläfern und Haselmäusen.

5.3. Streuung

Die engere Bindung des Aktivitätsbeginnes an den SU macht sich auch bei der Streuung der Zeiten für den Aktivitätsbeginn im Vergleich zu der für das Aktivitätsende bemerkbar. Einmal streuen die Zeiten für den Aktivitätsbeginn bei den weitaus meisten der untersuchten Tiere signifikant stärker als die für das Aktivitätsende. Vor allem aber zeigt sich, daß die Streuung der Zeiten für den Aktivitätsbeginn vom mittleren Zeitabstand zum Sonnenuntergang abhängt: Die Streuung wird mit zunehmendem mittlerem Zeitabstand größer. Diese Ergebnisse stimmen mit Regeln (Regel 4 und Regel 6) überein, die von Aschoff und Wever schon 1962 für Vögel aufgestellt wurden.

Die Streuung von Aktivitätsbeginn und -ende wird darüberhinaus noch von jahresperiodischen Faktoren bestimmt. Es zeigt sich, daß um die Zeit des Äquinoktiums deutlich niedrigere Streuungen für die Phasenwinkeldifferenzen aus den Zeiten für Aktivitätsmitte und Dunkelzeitmitte auftreten. Diese Streuungswerte sind ein Abbild der Streuungen von Aktivitätsbeginn und -ende. Die Tatsache, daß im Herbst vorübergehend niedrigere Streuungen auftreten, stimmt im Prinzip mit dem Ergebnis von Zimmerversuchen an Goldhamstern überein (Aschoff et al. 1972). Die vermuteten jahresperiodischen Einflüsse können in einer Empfindlichkeitszunahme gegenüber Außenfaktoren ihren Grund haben. Für die Möglichkeit einer circannualen Empfindlichkeitszunahme im Verlauf des Herbstes haben Heller und Poulson (1969) bei einigen winterschlafenden Säugern bereits Nachweise in bezug auf Temperatur und Wasserentzug erbracht.

5.4. Einfluß der Außentemperatur

Aus der Vielzahl der die Aktivität im Freiland beeinflussenden Umweltfaktoren scheint außer der Lichtperiodik noch die Außentemperatur eine maßgebliche Rolle zu spielen. Bei Haselmäusen ergeben sich Hinweise auf eine solche Temperaturabhängigkeit. Danach bewirken deutlich höhere Außentemperaturen im Anschluß an niedrige Außentemperaturen eine Verspätung des Aktivitätsbeginns. Die Aktivitätszeit wird dann verkürzt, da das Aktivitätsende nicht im gleichen Maße zurückverlagert wird. Bei Siebenschläfern ergeben sich weniger deutliche Hinweise für eine ähnliche Abhängigkeit. Das beschriebene Temperaturverhalten der Haselmaus steht in Einklang mit den Ergebnissen aus Laborversuchen an Siebenschläfern (Pohl 1968b). Temperaturerniedrigungen um 15° C bewirken hier u. a. eine Erhöhung der Laufaktivität und eine deutliche Verfrühung des Aktivitätsbeginnes. Insgesamt wird die Phase solcher „kaltaktiver Arten“ bei Temperaturerniedrigung merkbar nach vorne geschoben.

Diesem Temperaturverhalten der Haselmäuse und Siebenschläfer steht das Temperaturverhalten einiger anderer dunkelaktiver Säuger gegenüber. Bei verschiedenen Fledermausarten, wie *Myotis myotis* (Böhme und Natuschke 1967) und *Myotis nattereri* (Laufens 1973b) wurde beobachtet, daß höhere Außentemperaturen auf einen deutlich früheren Aktivitätsbeginn, stark absinkende Außentemperaturen auf

einen späteren Aktivitätsbeginn hinwirken. Ein ähnliches Temperaturverhalten beschreibt SAINT GIRONS (1960) für den Gartenschläfer *Eliomys quercinus.*

Demnach scheinen bei dunkelaktiven Säugern wenigstens zwei Reaktionsweisen auf Außentemperaturänderungen vorzukommen. Der zweiten Gruppe (Fledermäuse, Gartenschläfer) ist das tägliche Absinken der Körpertemperatur im Sommer gemeinsam. Bei Fledermäusen ist dieses heterotherme Verhalten schon lange bekannt (EISENTRAUT 1934), für den Gartenschläfer wurde es von DAAN (1973) nachgewiesen. Bei Fransenfledermäusen läßt sich der Zusammenhang zwischen Außentemperatur, Tageslethargieverlauf und Aktivitätsbeginn verfolgen: Hier zeigt sich, daß höhere Außentemperaturen ein früheres Erwachen aus der Tageslethargie zur Folge haben und früheres Erwachen meist mit einem früheren Aktivitätsbeginn verknüpft ist (LAUFENS 1973b). Bei Haselmäusen und Siebenschläfern ist heterothermes Verhalten im Sommer allenfalls beim Siebenschläfer als Folge einer durch Gefangenschaft bedingten, jahreszeitlich verschobenen „Winterschlafbereitschaft" (POHL 1961) bekannt geworden. Haselmäuse und Siebenschläfer sind also in der Lage, ihre Aktivität in bzw. wegen der Kälte zu erhöhen und gleichzeitig die Körpertemperatur konstant zu halten.

Aufgrund der Hinweise, daß sich der Aktivitätsbeginn der Haselmäuse und Siebenschläfer durch Temperaturerhöhungen verzögert und möglicherweise durch Temperaturerniedrigung verfrüht, könnte man folgende Hypothese vertreten: Die zum Herbst hin absinkenden Außentemperaturen tragen zur relativen Vorverlagerung des Aktivitätsbeginnes und damit zum Anstieg positiver Phasenwinkeldifferenzen bei. Gesicherte Anhaltspunkte für die Hypothese, etwa durch Vergleich der Außentemperaturen und Phasenwinkeldifferenzen in den verschiedenen Versuchsjahren, lassen sich nicht gewinnen. Die individuellen Unterschiede verhindern hier einen echten Vergleich.

Herrn Dr. S. DAAN danke ich für die kritische Durchsicht des Manuskriptes und für die zahlreichen Verbesserungsvorschläge.

Zusammenfassung

1. Beginn und Ende der Aktivität einzelner Tiere von *Muscardinus avellanarius* L. und *Glis glis* L. wurden mit Hilfe von Infrarot-Lichtschranken an Nistkästen im natürlichen Biotop untersucht.
2. Haselmäuse und Siebenschläfer sind tagsüber nicht oder nur in Ausnahmefällen außerhalb ihrer Nistkastenquartiere aktiv. Siebenschläfer kehren ab August, Haselmäuse erst ab September nachts gelegentlich für kurze Zeit in den Nistkasten zurück.
3. Die Zeitspannen zwischen Aktivitätsbeginn und Sonnenuntergang und besonders die zwischen Aktivitätsende und Sonnenaufgang werden zum Herbst hin größer. Die Aktivitätsdauer bleibt im Verlauf des Jahres mehr und mehr hinter der Dunkelzeitdauer zurück.
4. Die mittleren Phasenwinkeldifferenzen zwischen Aktivitätsmitte und wahrer Dunkelzeitmitte sind für *Muscardinus avellanarius* ausschließlich und für *Glis glis* überwiegend positiv. Sie werden für beide Arten zum Herbst hin etwas größer.
5. Die Zeiten für den Aktivitätsbeginn streuen insgesamt weniger stark als die für das Aktivitätsende. Die Streuung des Aktivitätsbeginnes wird mit zunehmender mittlerer Entfernung vom Sonnenuntergang größer. Die Streuungen erreichen um die Zeit des Äquinoktiums ein Minimum.
6. Für Haselmäuse ergeben sich Hinweise, daß durch deutlich höhere Außentemperaturen der Aktivitätsbeginn zurückverlagert wird.
7. Es wird versucht, die Änderung der Phasenlage im Verlauf des Jahres zu deuten, u. a. mit Hilfe der Modellvorstellungen von ASCHOFF und WEVER.
8. Es wird die Hypothese formuliert, daß dunkelaktive Säuger im Freiland wenigstens zwei verschiedene Verhaltensweisen auf Temperaturerhöhungen zeigen: Arten ohne Tageslethargie reagieren mit verspätetem Aktivitätsbeginn, Arten mit deutlich ausgeprägter Tageslethargie reagieren durch verfrühten Aktivitätsbeginn.

Summary

Studies on the onset and end of the daily activity in Muscardinus avellanarius L. and Glis glis L.

1. Field observations on the daily onset and end of activity in dormice *(Muscardinus avellanarius* and *Glis glis,* living individually in nest boxes are reported.
2. Daytime activity outside the nest boxes is exceptional in both species. Temporary returns to the nest box during the night are rare in summer, but occur frequently in autumn (in *G. glis* already in August).
3. Onset of activity occurs around sunset in summer, after sunset in autumn. The time interval from end of activity to sunrise increases from July to November. The total nocturnal activity therefore increases less than the duration of night.
4. Midpoint of activity usually precedes real midnight. This time interval (φ-midpoint) increases with increasing duration of night.
5. Activity onset is usually less subject to day-to-day variations than activity end. Such variations are smallest when onset of activity occurs around sunset. Standard deviations of ψ-midpoint are minimal around the autumn equinox.
6. The seasonal changes in the phase relationships between the activity rhythms and the natural light-dark cycle are discussed in terms of a theoretical model by Aschoff and Wever.
7. There is some evidence in *M. avellanarius* that high ambient temperatures result in a delayed onset of activity.
8. The hypothesis is advanced that there are two patterns of response to increased ambient temperatures in nocturnal mammals: A delayed onset of activity in species without daily torpor in summer, an advanced onset of activity in species with daily torpor.

Literatur

Aschoff, J.; Wever, R. (1962): Beginn und Ende der täglichen Aktivität freilebender Vögel. J. Ornithologie **103**, 1—27.

Aschoff, J. (1965): The phase-angle difference in circadian periodicity. In: Circadian Clocks, 262—276. Amsterdam: North-Holland Publ. Co.

Aschoff, J. (1969): Phasenlage der Tagesperiodik in Abhängigkeit von Jahreszeit und Breitengrad. Oecologia (Berl.) **3**, 125—165.

Aschoff, J.; Klotter, K.; Wever, R. (1965): Circadian Vocabulary. In: Circadian Clocks, XI—XIX. Amsterdam: North-Holland Publ. Co.

Aschoff, J.; Gwinner, E.; Kureck, A.; Müller, K. (1970): Diel rhythms of chaffinches *Fringilla coelebs* L., tree shrews *Tupaia glis* L. and hamsters *Mesocricetus auratus* L. as a function of season at the Arctic Circle. Oikos Suppl. **13**, 91—100.

Aschoff, J.; Daan, S.; Figala, J.; Müller, K. (1972): Precision of Entrained Circadian Activity Rhythms Under Natural Photoperiodic Conditions. Naturwissenschaften **59**, 276—277.

Böhme, W.; Natuschke, G. (1967): Untersuchungen der Jagdflugaktivität freilebender Fledermäuse in Wochenstuben mit Hilfe einer doppelseitigen Lichtschranke und einige Ergebnisse an *Myotis myotis* (Borkhausen 1797) und *Myotis nattereri* (Kuhl 1818). Säugetierkdl. Mitt. **15**, 129—138.

Daan, S. (1973): Periodicity of Heterothermy in the garden dormouse, *Eliomys quercinus* (L.). Neth. J. Zool. **23**, 237—265.

de Coursey, P. J. (1961): Effect of Light on the Circadian Activity Rhythms of the Flying Squirrel *Glaucomys volans*. Z. vergl. Physiol. **44**, 331—354.

de Coursey, P. J. (1972): LD Rations and the Entrainment of Circadian Activity in a Nocturnal and a Diurnal Rodent. J. comp. Physiol. **78**, 221—235.

Eisentraut, M. (1934): Der Winterschlaf der Fledermäuse mit besonderer Berücksichtigung der Wärmeregulation. Z. Morph. Ökol. Tiere **29**, 231—267.

Erkinaro, E. (1970): Wirkung von Tageslänge und Dämmerung auf die Phasenlage der 24-h Periodik der Waldmaus *Apodemus flavicollis* Melch. im Naturtag. Oikos Suppl. **13**, 101—107.

Heller, H. C.; Poulson, T. L. (1969): Circannian rhythms: II. Endogenous and exogenous factors controlling reproduction and hibernation in chipmunks *(Eutamias)* and ground squirrels *(Spermophilus)* Comp. Biochem. Physiol. **33**, 357—383.

Hoffmann, K. (1963): Zur Beziehung zwischen Phasenlage und Spontanfrequenz bei der endogenen Tagesperiodik, Z. Naturforsch. **18 b**, 154—157.

Kahmann, H.; v. Frisch, O. (1950): Zur Ökologie der Haselmaus. Zool. Jahrb. **78**, 531—546.

König, C. (1960): Einflüsse von Licht und Temperatur auf den Winterschlaf des Siebenschläfers, *Glis glis* L. Z. Morph. Ökol. Tiere **48**, 545—573.
Laufens, G. (1973a): Beiträge zur Biologie der Fransenfledermäuse *(Myotis nattereri* Kuhl, 1818). Z. Säugetierkunde **38**, 1—14.
Laufens, G. (1973 b): Einfluß der Außentemperaturen auf die Aktivitätsperiodik der Fransen- und Bechsteinfledermäuse *(Myotis nattereri,* Kuhl 1818 und *Myotis bechsteini,* Leisler 1818). Period. biol. **75**, 145—152.
Löhrl, H. (1960): Säugetiere als Nisthöhlenbewohner in Südwestdeutschland mit Bemerkungen über ihre Biologie. Z. Säugetierkunde **25**, 66—73.
Ostermann, K. (1955): Zur Aktivität heimischer Muriden und Gliriden. Zool. Jb. (Physiol.) **66**, 355—388.
Pielowski, W.; Wasilewski, A. (1960): Haselmäuse in Vogelnistkästen. Z. Säugetierkunde **25**, 74—80.
Pohl, H. (1961): Temperaturregulation und Tagesperiodik des Stoffwechsels bei Winterschläfern. Z. vergl. Physiol. **45**, 109—153.
Pohl, H. (1968 a): Einfluß der Temperatur auf die freilaufende circadiane Aktivitätsperiodik bei Warmblütern. Z. vergl. Physiol. **58**, 364—380.
Pohl, H. (1968 b): Wirkung der Temperatur auf die mit Licht synchronisierte Aktivitätsperiodik bei Warmblütern. Z. vergl. Physiol. **58**, 381—394.
Saint Girons, M. C. (1960): Les variations saisonnières du rhythme nycthéméral d'activité chez un lérot femelle *(Eliomys quercinus)* en captivité. Mammalia **24**, 177—189.
Saint Girons, M. C. (1966): Le rhythme circadien de l'activité chez les mammiferes holarctiques. Memoires du Museum national Hist. Nat., Serie A, 101—187.
Schulze, W. (1970): Beiträge zum Vorkommen und zur Biologie der Haselmaus *(Muscardinus avellanarius* L.) und des Siebenschläfers *(Glis glis* L.) im Südharz. Hercynia **7**, 355—371.
Sidorowicz, S. (1959): Über Morphologie und Biologie der Haselmaus *Muscardinus avellanarius* L.) in Polen. Acta theriol. **3**, 75—91.
Vietinghoff-Riesch, A. v. (1960): Der Siebenschläfer *(Glis glis* L.). Monographien der Wildsäugetiere, Bd. XIV. Jena.
Walhovd, H. (1971): The Activity of a pair of common dormice *Muscardinus avellanarius* in conditions of captivity. Oikos **22**, 358—365.
Wever, R. (1967): Zum Einfluß der Dämmerung auf die circadiane Periodik. Z. vergl. Physiol. **55**, 255—277.

Anschrift des Verfassers: Dr. Günter Laufens, Zoologisches Institut der Universität Köln, D-5000 Köln 41, Weyertal 119

Über das spezialisierte Gehörorgan von *Kogia breviceps* (Odontoceti)

Von G. Fleischer

Aus dem Department of Otolaryngology der University of Miami, Florida

Eingang des Ms. 2. 10. 1974

Einführung und Problemstellung

Dem akustischen System der Cetaceen wurde in den vergangenen beiden Jahrzehnten zunehmende Aufmerksamkeit gewidmet. Dabei befaßte man sich vorwiegend mit der Art der Schallaussendung sowie der Struktur der akustischen Signale und deren Reflektierung, um Einblick in den Mechanismus der Echo-Orientierung der Odontoceti

Z. Säugetierkunde 40 (1975) 89—102

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

zu gewinnen. Aus der sehr großen Zahl von Untersuchungen sollen hier nur einige aufgeführt werden: BACKUS and SCHEVILL (1966), BUSNEL and DZIEDZIC (1966), CALDWELL and CALDWELL (1966), DUDOCK VAN HEEL (1962), KELLOG (1965), MØHL and ANDERSEN (1973), NORRIS (1966), POULTER (1971), ROMANENKO et al. (1965) sowie SCHEVILL and WATKINS (1966). Auch Audiogramme wurden erarbeitet: HALL and JOHNSON (1966), JACOBS and HALL (1972) und JOHNSON (1966). Das Frequenz-Unterscheidungsvermögen wurde von HERMAN and ARBEIT (1972) bei einer Art untersucht. Vergleichende Referate finden sich bei DIERCKS (1972) und bei EVANS (1973). Die Lautäußerungen der Mysticeti wurden aufgenommen und gemessen durch CUMMINGS et al. (1968), CUMMINGS and THOMPSON (1971), PAYNE and MCVAY (1971), SCHEVILL et al. (1964), WINN et al. (1971) und andere.

Die Morphologie des Gehörorgans der Cetaceen weicht stark von dem bei anderen Säugern üblichen ab. Demzufolge umfaßt die Literatur vor allem deskriptive und vergleichend-systematische Arbeiten: BÖNNINGHAUS (1904), FLEISCHER (1973a), FRASER and PURVES (1960), KASUYA (1973), PURVES and VAN UTRECHT (1963), PURVES (1966), REYSENBACH de HAAN (1957), YAMADA (1953).

Während die Physiologie der Cochlea der Cetaceen nicht näher untersucht wurde, widmeten sich viele der Schalleitung zum Innenohr. REYSENBACH DE HAAN (1957) beschrieb die Isolierung des Gehörorganes vom Schädelskelett und postulierte eine Schalleitung über die Kette der Gehörknöchelchen. PURVES and VAN UTRECHT (1963) sowie PURVES (1966) vertraten im Prinzip dieselbe Meinung. YAMADA (1953) nimmt eine durch Schall hervorgerufene Bewegung des Tympanicums nach einem „seismographic principle“ an, die von den Gehörknöchelchen zum Innenohr geleitet werde. GIRAUD-SAUVEUR (1969) zeigte, daß die Konsistenz der Gehörknöchelchen der Delphine zur Übertragung von Frequenzen im Ultraschallbereich gut geeignet ist. NORRIS (1968) vertrat die Auffassung, daß der Fettkörper in der Mandibel der Odontoceti als zum Gehörorgan führender Schallkanal dient.

Durch Experimente an lebenden Delphinen (*Tursiops* und *Lagenorhynchus*) kamen MCCORMICK et al. (1970) zu der Überzeugung, daß die Schallaufnahme durch Knochenleitung erfolge und daß Trommelfell und Malleus funktionslos seien. Im Gegensatz dazu steht die Auffassung von FLEISCHER (1973b): Experimente mit Präparaten von Gehörorganen von *Tursiops* ergaben, daß zumindest die hohen Frequenzen durch die laterale Wand des Tympanicums aufgenommen und von dort über die Gehörknöchelchen zum Innenohr geleitet werden. Malleus und Trommelfell sind dabei von entscheidender Bedeutung. Eine genaue Analyse der Mechanik des Mittelohres von *Tursiops* (FLEISCHER 1974a) erbrachte, daß die Kette der Gehörknöchelchen im Prinzip so funktioniert wie bei terrestrischen Säugern. Die merkwürdige Form und Massenverteilung des Malleus läßt sich als Anpassung an die Übertragung hoher Frequenzen verstehen.

Die Diskussion über die Schalleitung bei Cetaceen ist dadurch stark benachteiligt, daß Untersuchungen über die Morphologie des Gehörorganes unter dem Gesichtspunkt der Akustik sehr spärlich sind. Vom Gehörorgan der meisten Arten ist wenig mehr als die äußere Form bekannt. Das hat zur Folge, daß oft fälschlicherweise von verwachsenen Gelenken oder von sogenannter physiologischer Otosklerose bei Cetaceen gesprochen wird. Die Aufgabe der vorliegenden Untersuchung ist es daher, eine spezialisierte Form des Mittelohres zu beschreiben und damit neues Datenmaterial für die theoretische Diskussion zu liefern.

Material und Methode

Zur Verfügung standen insgesamt acht Gehörorgane, die von vier Tieren stammten. Es handelte sich dabei um ein ausgewachsenes Weibchen sowie zwei Jungtiere von *Kogia breviceps*

sowie um ein nur wenige Wochen altes Tier von *K. simum.* Alle Exemplare strandeten in Miami und Umgebung und wurden lebend ins Seeaquarium gebracht, wo sie jedoch nicht gerettet werden konnten. Anzeichen von Krankheiten fanden sich nicht. Die zunächst eingefrorenen Köpfe dieser Tiere bildeten das Untersuchungsmaterial.

Zur Sektion wurden nur allgemein übliche Werkzeuge benutzt. Die Bearbeitung des eigentlichen Gehörorganes erfolgte unter einem stereoskopischen Operationsmikroskop mit Okularmikrometer. Zur Kartierung der Dicke der lateralen Wand des Tympanicums wurde ein Kegelspitzen-Mikrometer verwandt.

Morphologie

Wie bei allen Cetaceen ist auch bei *Kogia* das Gehörorgan nicht mit dem Schädelskelett verwachsen. Während jedoch bei den allermeisten Odontoceti das gesamte Skelett des Gehörorganes aus sehr schwerem, dichtem Knochen besteht, hat das Tympanicum von *Kogia* (Abb. 1) eine einmalig große und zudem stark pneumatisierte Pars mastoidea entwickelt. Dieser Teil des Tympanicums sitzt in einer Nische des Schädelskelettes und ist mit letzterem durch Bindegewebe verbunden. Beim ausgewachsenen Tier ist die Pars mastoidea etwa ein bis zwei Millimeter von den Schädelknochen abgesetzt. Das Perioticum ist gegenüber dem Tympanicum ungemein klein, da es an der Bildung des genannten Fortsatzes nicht beteiligt ist (Abb. 3).

Bei genauerer Untersuchung erweist sich die Pars mastoidea als ein System von keulenförmigen Hohlräumen, die von einem Gebiet kleiner Öffnungen radiär ausstrahlen (Abb. 2). Die Wandungen dieser langgestreckten Räume bestehen aus Knochen mit nur 40 μ bis 50 μ Dicke. Daß es sich um kontinuierliche Hohlräume handelt, läßt sich dadurch zeigen, daß sich von dem Feld der Öffnungen aus leicht einzelne, ganze Gruppen, oder alle mit Tusche füllen lassen: Die Kapillarkräfte saugen die Farbe ein. Bei dem adulten Tier wurde das Volumen mit 36 cm^3 und das Gewicht mit 19 g bestimmt. Nimmt man für die Dichte des Knochens 1,5 g/cm^3, so

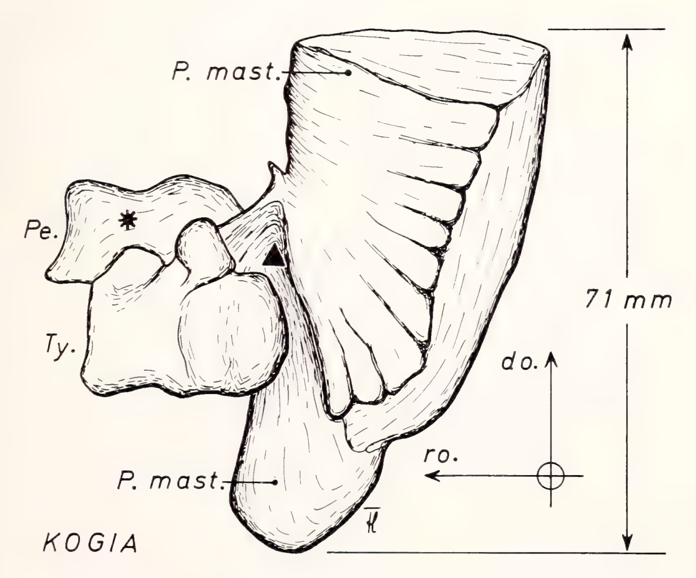


Abb. 1. Linkes Gehörorgan von *Kogia breviceps* in der Ansicht von lateral. Ty. = Tympanicum; P. mast. = Pars mastoidea des Tympanicums; Pe. = Perioticum (Sternchen); das Dreieck gibt den dorsalen Rand der Öffnungen an, welche in die Pars mastoidea ziehen; do. = dorsal; ro = rostral

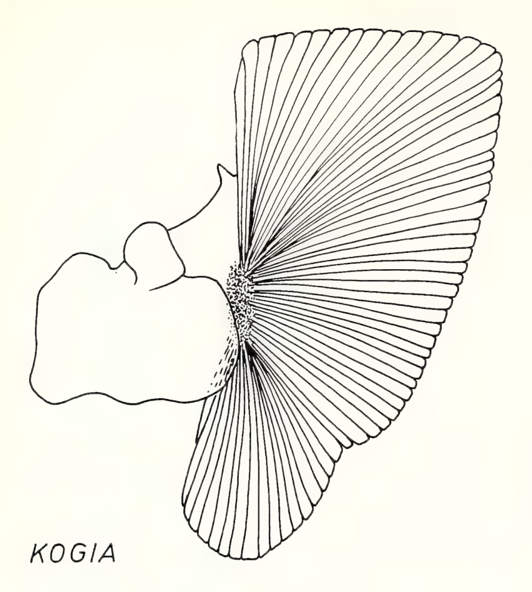


Abb. 2. Aufbau des Hohlraumsystems der Pars mastoidea bei *Kogia breviceps* (halbschematisch). Nur das Tympanicum ist dargestellt. Der Bereich der Öffnungen des Hohlraumsystems ist punktiert. Die Öffnungen sind medial wie lateral.

ergibt sich, daß nur 35 % der Pars mastoidea aus Knochen besteht. Diese Daten wurden am Skelett-Präparat gewonnen.

Im Gegensatz zum übrigen Teil des Gehörorganes entwickelt sich die Pars mastoidea zum allergrößten Teil erst nach der Geburt. Bei den Jungtieren sind die genannten, langgestreckten Hohlräume zunächst in Reihen angeordnet und im Innern mit stark durchblutetem knochenbildenden Gewebe erfüllt. Die Öffnungen der Hohlräume kommunizieren mit einem der vom Mittelohr ausgehenden luftgefüllten Nebenräumen, so daß anzunehmen ist, daß dieses System beim adulten Tier mit Luft gefüllt ist. Ähnliche, wenn auch wesentlich kleinere spongiöse Bildungen kommen auch bei *Berardius* und bei *Mesoplodon* vor, fehlen jedoch bei *Physeter*.

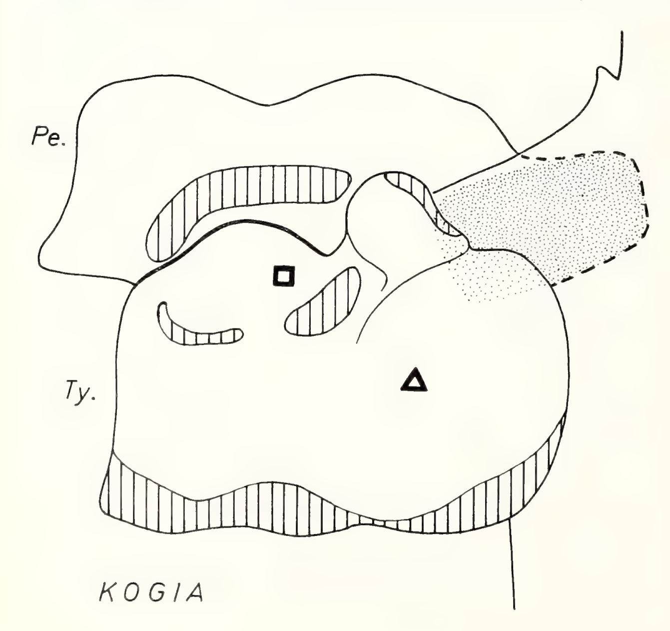


Abb. 3. Die schraffierten Bereiche zeigen die Befestigung des mandibulären Fettkörpers an der lateralen Seite des Gehörorganes. Die occipitale Anlagerung des Perioticums (Pe.) an das Tympanicum (Ty.) ist punktiert. Die Pars mastoidea ist weggelassen. Quadrat und Dreieck bezeichnen dieselben Stellen wie in Abb. 4

Die Pars mastoidea ist als spezialisierter Halteapparat für den eigentlichen, schallverarbeitenden Teil des Gehörorganes anzusehen. Mit Tympanicum soll im folgenden der kleinere, nicht pneumatisierte Teil bezeichnet werden. Wie bei anderen Odontoceti legt sich auch bei *Kogia* der Fettkörper des Unterkiefers der lateralen Wand des Tympanicums an. Da dieser Fettkörper nach Norris (1968) als Schallkanal zum Gehörorgan dient, ist die Kontaktzone von Interesse. Die gesamte laterale Seite des Gehörorganes grenzt an den besagten Fettkörper, wobei das Fettgewebe fast überall leicht verschiebbar dem Knochen anliegt. An einigen Stellen treten jedoch Fasern auf, die den Fettkörper am Gehörorgan verankern (Abb. 3). Es zeigt sich, daß diese Befestigung dort erfolgt, wo der Knochen dick ist, woraus sich ergibt, daß diese Fasern nicht dazu dienen, Strukturen in Schwingungen zu versetzen. Von besonderer Bedeutung ist, daß diese Fasern an den Gehörknöchelchen selbst nicht inserieren.

Die an den Fettkörper angrenzende laterale Wand des Tympanicums ist bezüglich ihrer Dicke recht unregelmäßig gebaut (Abb. 4). Wie bei anderen Odontoceti ist der occipitale sowie der ventrale Rand sehr verdickt. Letzterer geht in die mediale Verdickung des Tympanicums über. Sowohl der Proc. sigmoideus wie der Proc. tubarius sind massiv. Im Gegensatz zu diesen kompakten Strukturen stehen zwei Flächen stark verdünnten Knochens. Die eine (Quadrat) grenzt an die Verwachsungsstelle zwischen Malleus und Tympanicum, während die andere (Dreieck) zentral liegt. Die normale tympanale Öffnung occipital des Proc. sigmoideus fehlt. Medial der tympanalen Öffnung liegt bei anderen Odontoceti das Trommelfell. Bei *Kogia* hingegen fehlt ein Trommelfell! *Kogia* ist damit das erste bekannte Säugetier ohne Membrana tympani.

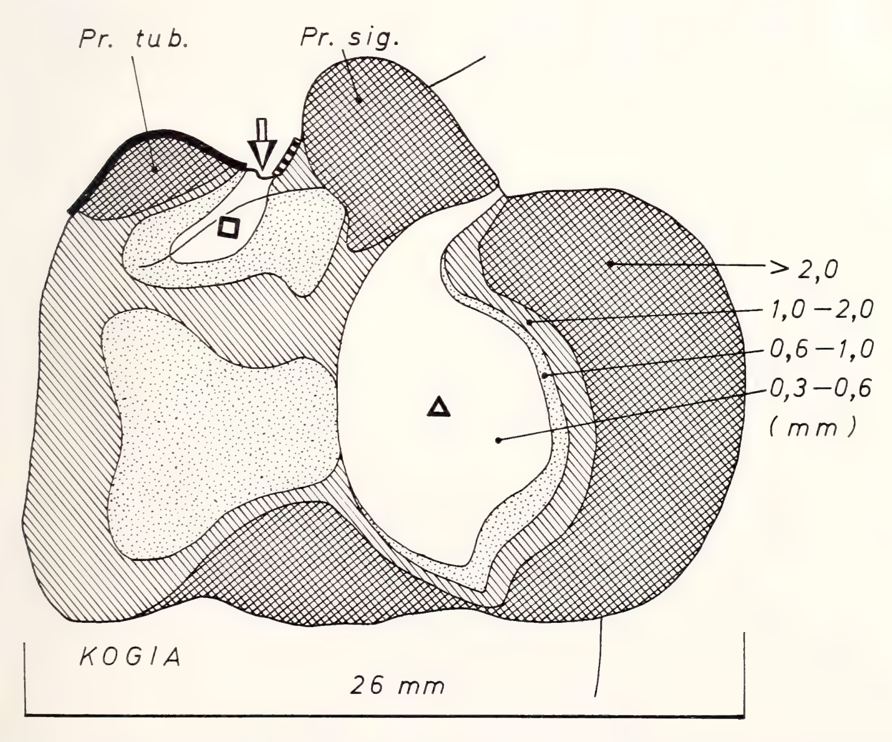


Abb. 4. Dicke der lateralen Wand des Tympanicums in mm. Der Bereich der Verwachsung des Proc. tubarius (Pr. tub.) ist durch die schwarze Linie markiert. Die Verwachsungsstelle des Malleus ist durch den Pfeil angegeben. Pr. sig. = Proc. sigmoideus

Bei einem dynamischen System sind die Verbindungen der Teile von Bedeutung. Der Proc. tubarius ist bei *Kogia* und zwar offenbar schon von Geburt an, mit dem Perioticum fest verwachsen. Der Bereich der Verwachsung ist in Abb. 4 durch eine schwarze Zone gekennzeichnet. Bei der zweiten Verbindung, zwischen dem Tympanicum und dem occipitalen Teil des Perioticums, handelt es sich um eine plane Fläche, deren beide knöchernen Teile durch eine Bindegewebsschicht von unter 1 mm Dicke verbunden sind. Diese Fläche ist in Abb. 3, 5 punktiert. Die Beziehung zwischen dem Malleus und diesen beiden Verbindungen ist in Abb. 5 dargestellt. Man blickt dabei von dorsal auf die laterale Wand des Tympanicums. Zwischen der Verwachsung des Proc. tubarius (schraffiert) und dem Malleus ist die schon erwähnte dünne Knochenplatte (Quadrat) eingeschaltet. Der Proc. sigmoideus steht nicht in direktem Kontakt mit dem Perioticum. Die erwähnte ebene Verbindungsfläche liegt occipital des Malleus. Das mit (K) gekennzeichnete Oval ist keine Struktur des Tympanicums. Es gibt die Stelle an, wo der kurze Arm des Incus mit dem Perioticum in Kontakt steht. Der Malleus sitzt zwischen beiden Befestigungen und ist weder mit der einen noch mit der anderen stark verbunden. Wie bei allen Cetaceen ist er jedoch fest mit dem rostralen Rand des Proc. sigmoideus verwachsen.

Eine räumliche Darstellung der Gehörknöchelchenkette und ihrer Verbindungen ist in Abb. 6 gegeben. Der Pfeil markiert die Stelle, von der ab der Malleus mit dem Proc. sigmoideus verwachsen ist. *Kogia* zeigt die Kuriosität, daß zwar das Trommelfell fehlt, der M. tensor tympani jedoch vorhanden ist. Letzterer ist lang und dünn und geht rostral in die Tubenmuskulatur über. Wesentlich stärker ist der M. stapedius, der in einer Ausbuchtung des knöchernen Canalis facialis entspringt. Alle Ossicula sind aus dichtem, schwerem Knochen, wie das für Odontoceti charakteristisch ist. Auch der Stapes ist in Form und Größe nicht auffällig. Malleus und Incus hingegen weichen von der Normalform ab (Abb. 8 B, C). Bei *Kogia* besteht der Malleus aus wenig mehr als dem Gelenkteil. Bei anderen Odontoceti wirkt die Pars transversalis als Hebelarm für das Lig. tympanicum (die Verbindung zwischen dem eigentlichen Trommelfell und dem Malleus; Fleischer 1974 a). Da bei *Kogia* sowohl die Mem-

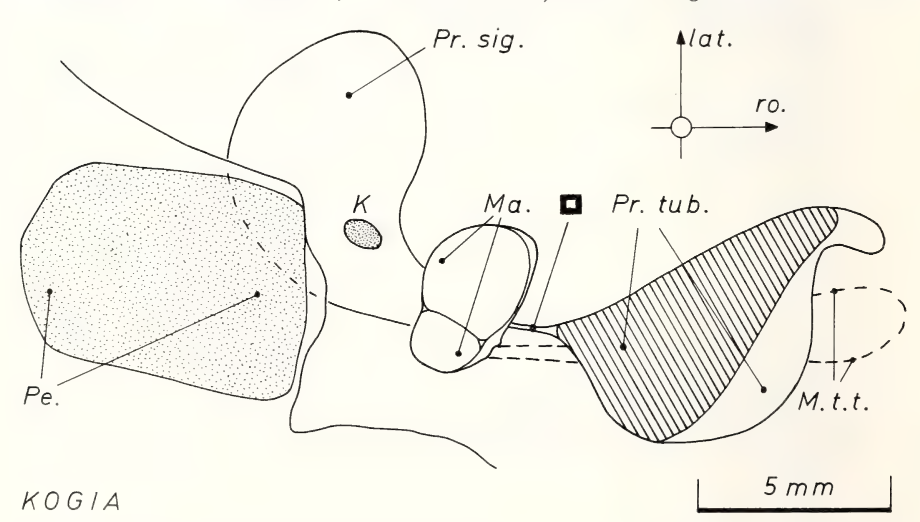


Abb. 5. Ansicht der lateralen Wand des linken Tympanicums von dorsal. Pe. = Bereich der occipitalen Anlagerung des Perioticums an das Tympanicum; Ma. = Malleus Gelenkfläche); Die Verwachsungsstelle des Proc. tubarius (Pr. tub.) ist schraffiert; M. t. t. = Umriß des M. tensor tympani (gestrichelt); Pr. sig. = Proc. sigmoideus; lat. = lateral; ro. = rostral; Quadrat wie in Abb. 4

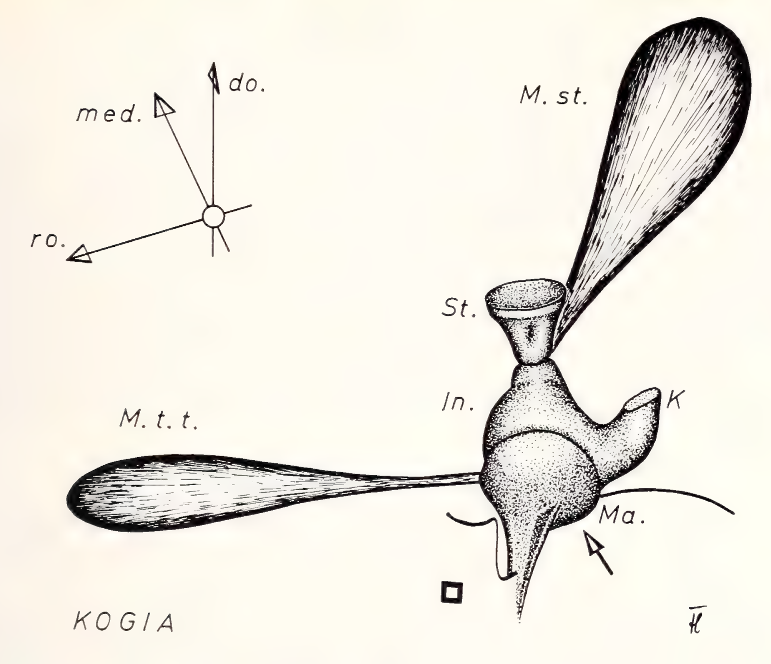


Abb. 6. Gehörknöchelchenkette des linken Gehörorganes von *Kogia breviceps* in der Ansicht von lateral. Ma. = Malleus; In. = Incus; K = kurzer Arm des Incus; St. = Stapes; M. st. = M. stapedius; M. t. t. = M. tensor tympani; med. = medial; do. = dorsal; ro. = rostral. Der Pfeil markiert die Grenze der Verwachsung zwischen Malleus und Proc. sigmoideus. Quadrat wie in Abb. 4

brana tympani als auch das Lig. tympanicum fehlt, wurde die Pars transversalis funktionslos und verfiel der Rückbildung.

Ähnliche Veränderungen zeigt der kurze Arm des Incus (K). Bei der Ausgangsform der Odontoceti dient der schwache kurze Arm zur zusätzlichen Stabilisierung der Rotationsachse des Malleus-Incus-Komplexes. Die Rotationsbewegung wird dabei durch das Lig. tympanicum verursacht. Bei *Kogia* hingegen ist keine morphologische Rotationsachse ausgebildet. Das Ende des kurzen Armes ist vielmehr zu einer ebenen Fläche ausgebildet, mit welcher der Incus mit dem Perioticum in Verbindung steht. Diese Verbindung ist gleichartig gebaut wie das Gelenk zwischen Incus und Stapes. Der kräftige Bau des kurzen Armes läßt daher vermuten, daß er zur Aufnahme von Relativbewegungen zwischen Tympanicum und Perioticum dient.

Wie bei allen untersuchten Cetaceen sind auch bei *Kogia* die Gelenke der Gehörknöchelchenkette gut entwickelt. Das Malleus-Incus-Gelenk besteht aus zwei leicht gewölbten und rechtwinkelig zueinander stehenden Facetten. Projiziert man das Gelenk in eine Ebene, so findet man seine Größe mit 3,8 mm × 3,1 mm. Das Incus-Stapes-Gelenk ist plan und hat eine Ausdehnung von 1,0 mm × 0,35 mm. Die Verbindung zwischen dem kurzen Arm des Incus und dem Perioticum mißt 0,9 mm × 0,7 mm. Auffallend ist jedoch der Unterschied in der Festigkeit. Das Incus-Stapes-Gelenk sowie die Verbindung des kurzen Armes des Incus sind relativ leicht beweglich. Demgegenüber ist das Malleus-Incus-Gelenk sehr stark. Alle drei Kontaktstellen haben im Innern eine dünne Knorpelschicht.

Die morphologischen Veränderungen der Ossicula spiegeln sich auch in deren Gewichten wieder. Das Gewicht des Malleus läßt sich bei den Cetaceen nur bestimmen, nachdem der vom Tympanicum abgebrochen ist. Da die Bruchstellen jedoch weit-

gehend identisch sind, läßt sich das Gewicht doch vergleichend feststellen. Bei *K. breviceps* wiegt der Malleus 37 mg, der Incus 43 mg und der Stapes 10 mg. Bei dem Jungtier von *K. simum* fand sich: Malleus 41 mg, Incus 48 mg und Stapes 10 mg. Das ist ungewöhnlich, da sonst bei Cetaceen der Malleus stets weitaus schwerer ist als der Incus. So findet man z. B. bei *Stenella stenella* Ma. 75 mg, In. 19,5 mg, St. 7,5 mg und bei *Tursiops truncatus* Ma. 126 mg, In. 29 mg, St. 7,5 mg.

Bei *Kogia* ist demnach der Incus relativ schwerer, der Malleus sehr viel leichter und auch die Gesamtmasse ist bei *Kogia* verhältnismäßig klein. Sie beträgt 90 mg bei *K. breviceps* und 99 mg bei *K. simum,* während sie bei dem kleineren *T. truncatus* 163 mg beträgt und selbst die wesentlich kleinere *St. stenella* noch 102 mg aufweist.

Große Beachtung verdient die Verankerung der Gehörknöchelchenkette an ihren beiden Enden. Der Stapes ist bei *Kogia,* wie bei allen Odontoceti, so fest durch das Lig. annulare gefesselt, daß er sich nicht sichtbar bewegen läßt. Eine Verwachsung liegt jedoch nicht vor, da nach der Mazeration der Incus leicht aus der Fenestra vestibuli genommen werden kann.

Sehr fest ist dagegen der Malleus mit dem Proc. sigmoideus verwachsen (Abb. 7). Eine derartige Verschmelzung des Malleus mit dem Tympanicum ist bei allen Cetaceen zu finden. In abgeschwächter Form ist diese Verschmelzung bei den meisten Säugern vorhanden, wobei ihre Stärke die Konstruktion des Malleus-Incus-Komplexes mitbedingt (Fleischer 1973a). Da bei *Kogia* der Malleus durch den Verlust der Pars transversalis verkürzt ist, liegen die ganzen Verstärkungspfeiler der Verwachsung direkt unterhalb der Gelenkfläche. Die Verbindung mit dem Proc. sigmoideus ist ungemein stark, während die Verbindung mit dem Proc. tubarius über die erwähnte dünne Knochenplatte (Quadrat in Abb. 5) hergestellt wird.

Während bei anderen Odontoceti der äußere Rand des Trommelfelles durch einen Trommelfellring, eine knöcherne Leiste, befestigt wird, fehlt eine solche ringförmige Leiste bei der adulten *Kogia.* Bei dem noch sehr jungen Exemplar von *K. simum* ist ein schwacher Trommelfellring noch vorhanden. Das ontogenetisch späte Verschwin-

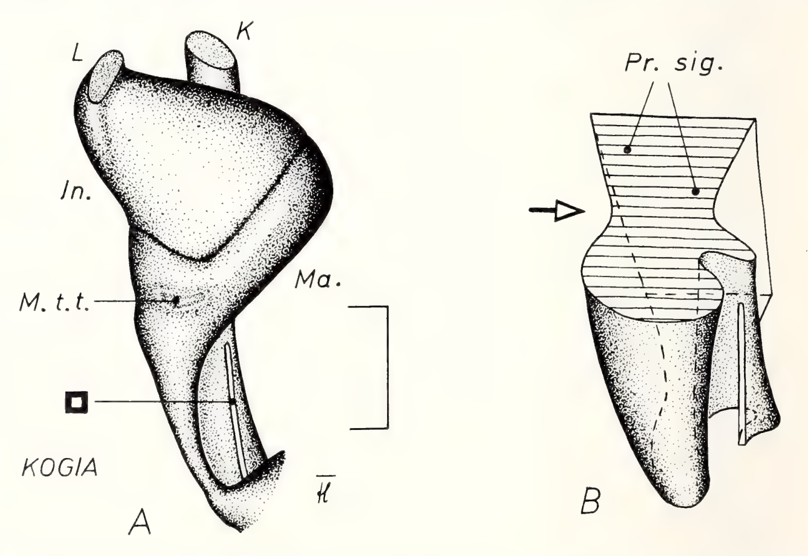


Abb. 7. Malleus-Incus-Komplex des linken Ohres in der Ansicht von rostral (A) sowie dessen Befestigung am Proc. sigmoideus (B). Die Klammer in A gibt den in B dargestellten Teil an. Der Pfeil zeigt die Verwachsungsstelle zwischen Malleus und Proc. sigmoideus. Ma. = Malleus; M. t. t. = Insertion des M. tensor tympani; In. = Incus; L und K = langer und kurzer Arm des Incus. Die dünne Knochenlamelle rostral des Malleus (Quadrat) ist entfernt

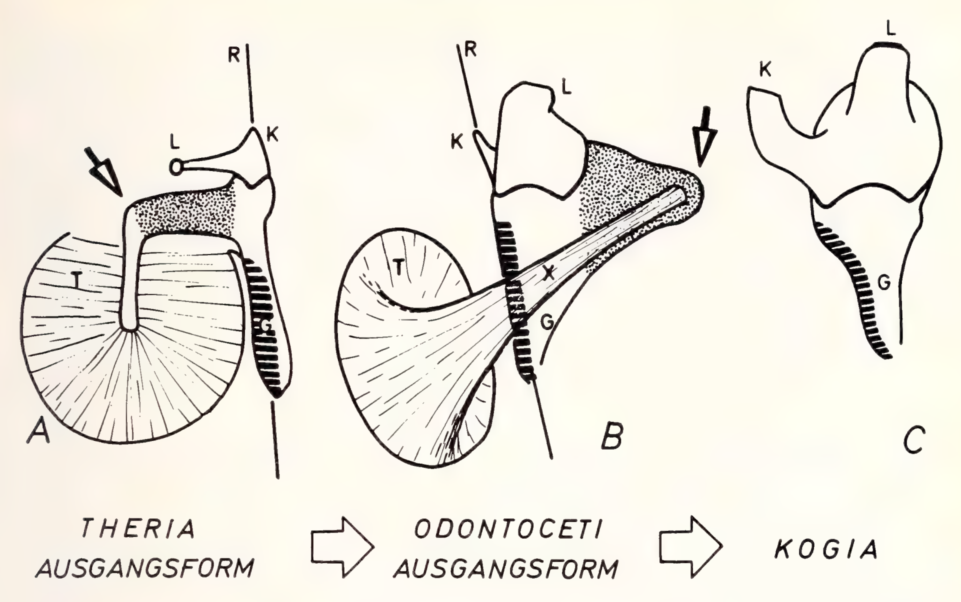


Abb. 8. Evolution des Malleus-Incus-Komplexes des linken Ohres in der Ansicht von medial. Orientierung standardisiert. Der Pfeil markiert die jeweils homologe Stelle in A und B. Die Pars transversalis des Malleus ist punktiert. T = Trommelfell; X = Lig. tympanicum; G = Goniale; K und L = kurzer und langer Arm des Incus; R = physiologische Rotationsachse des Malleus-Incus-Komplexes. Verwachsung des Malleus schwarz-weiß markiert

den dieser Struktur weist auf ein geringes phylogenetisches Alter hin. Ganz allgemein ist bei Odontoceti zu beobachten, daß die Membrana tympani durch eine lateral davon gelegene Knochenplatte teilweise verdeckt wird. Deren dorsaler Rand ist meist verdickt und bildet den Proc. conicus post. Bei *Kogia* hat sich diese Knochenplatte soweit nach dorsal ausgedehnt, daß die Öffnung lateral der Membrana tympani verschlossen wurde. Zu erwähnen ist noch an dieser Stelle, daß ein Schwellkörper zum Druckausgleich im Mittelohrraum nicht vorhanden ist, sowie daß die Tuba auditiva sehr weit ist.

Obwohl der schall-leitende Apparat von *Kogia* zunächst recht aberrant aussieht, läßt sich seine Evolution doch recht klar bestimmen (Abb. 8). Bei einem ursprünglichen Säugetiermittelohr (A) ist der Malleus mittels des Goniales mit dem Tympanicum verwachsen. Das Manubrium ist mittels der Pars transversalis mit dem Gelenkteil verbunden und die Rotationsachse des Malleus-Incus-Komplexes ist durch das Goniale und den kurzen Arm des Incus festgelegt. Der Malleus-Incus-Komplex liegt dabei in derselben Ebene wie der äußere Rand des Trommelfelles. Bei den Odontoceti wurde nun dieser Komplex aus der Trommelfellebene herausgedreht (B). Dies geschah so, daß die physiologische Rotationsachse mit der phylogenetischen Drehachse zusammenfiel. Dadurch blieb die Funktionsfähigkeit während der phylogenetischen Drehung voll erhalten. Durch diese Drehung wurde ein Teil des Trommelfelles zum Lig. tympanicum ausgezogen, ferner wurde das Manubrium zurückgebildet. Die Pars transversalis dient als Hebelarm für das Lig. tympanicum. Einzelheiten der Evolution bis zu diesem Punkt sind in Fleischer (1973a, 1974a) dargelegt.

Bei *Kogia* wurde das Trommelfell durch die erwähnte dünne Knochenplatte (Dreieck in Abb. 4) ersetzt. Das Lig. tympanicum und mit ihm sein Hebelarm, also die Pars transversalis, wurden ebenfalls zurückgebildet (Abb. 8c). *Kogia* hat damit den am weitesten reduzierten Malleus unter den Säugern. Die genannte phylogenetische

Drehung des Malleus-Incus-Komplexes blieb auch bei *Kogia* erhalten. Die weiteren Veränderungen bei *Kogia* sind der völlig massive Proc. sigmoideus sowie die Tatsache, daß sich dieser nicht mehr auf das Perioticum aufstützt. Dieser Processus und mit ihm der Malleus ist daher relativ leicht beweglich in Beziehung zum Perioticum.

Die Tatsache, daß bei *Kogia* die phylogenetische Verdrehung des Malleus-Incus-Komplexes dieselbe ist, wie bei den anderen Odontoceti, läßt darauf schließen, daß am Beginn der Spezialisationsentwicklung eine Form mit Lig. tympanicum stand (B), und nicht etwa die Ausgangsform der Säuger (A). Man kann dies deshalb sagen, weil die phylogenetische Verdrehung eine Folge der Bildung des Lig. tympanicums ist. Es besteht keine Notwendigkeit für *Kogia* und ähnliche Formen, eine völlig selbständige Entwicklung des Mittelohrapparates anzunehmen. Vielmehr handelt es sich nur um eine Weiterentwicklung.

Diskussion

Die erste Besonderheit von *Kogia* ist die mächtige und vor allem pneumatisierte Pars mastoidea, die zur Verankerung des Gehörorganes dient. Obwohl kleinere, ähnlich gebaute Tympanicumsbildungen auch bei einigen anderen Odontoceti vorkommen, stellt *Kogia* nach den Abbildungen bei Kasuya (1973) das Extrem dar. Die funktionelle Bedeutung dieser Art der Befestigung — im Gegensatz zur ligamentösen Aufhängung des Gehörorganes — läßt sich noch nicht angeben.

Die wichtigste Spezialisierung ist ein ganzer Komplex von Veränderungen: Verlust der Membrana tympani sowie des Lig. tympanicum, verbunden mit der Rückbildung der Pars transversalis des Malleus und Bildung einer dünnen knöchernen Platte in der lateralen Wand des Tympanicums. Es erhebt sich hier die Frage, wie die Schallaufnahme in Abwesenheit des Trommelfelles erfolgt. Da Untersuchungen über die Hörfähigkeit von *Kogia* oder über die Physiologie des Gehörorganes nicht vorliegen, könnte jemand einfach annehmen, daß das Tier taub sei, oder eine stark reduzierte Hörfähigkeit besitze. Zwei Befunde sprechen jedoch dafür, daß *Kogia* eine Ultraschall-Orientierung besitzt, wie sie für alle genauer untersuchten Odontoceti charakteristisch ist. Caldwell et al. (1966) fanden bei einem gestrandeten Tier, daß es Pulsfolgen erzeugte, wie das für andere Odontoceti charakteristisch ist. Es ist daher anzunehmen, daß auch *Kogia* ein Sonar-System besitzt. Eine Untersuchung der Cochlea von *Kogia* durch den Verfasser zeigte, daß diese in allen funktionell wichtigen Einzelheiten so gebaut ist, wie bei Odontoceti mit nachgewiesenem Sonar-System. Für *Kogia* ist demnach eine Hörfähigkeit wahrscheinlich, die sich nicht wesentlich von der anderer Odontoceti unterscheidet.

Experimente am Gehörorgan von *Tursiops* sowie eine Strukturanalyse (Fleischer 1973b, 1974a) erbrachten, daß die verdünnte laterale Wand des Tympanicums Schwingungen aufnimmt und diese vom Lig. tympanicum zum Malleus-Incus-Komplex weitergeleitet werden. Letzterer führt eine Rotationsbewegung aus, deren Achse unter anderem durch die Anlagerung des Proc. sigmoideus an das Perioticum stabilisiert wird. Bei *Kogia* ist anzunehmen, daß ebenfalls die laterale Wand des Tympanicums als schallaufnehmende Fläche dient, wobei die spezialisierten Flächen (Quadrat und Dreieck in Abb. 4) sicher eine besondere Rolle spielen. Dieser lateralen Wand legt sich auch bei *Kogia* der mandibulare Fettkörper an, der nach Norris (1968) den Schall zum Gehörorgan leitet. Die laterale Wand ist funktionell eine „knöcherne Membran". Das ist leicht zu verstehen, wenn man bedenkt, daß eine echte Membran von einem Zentimeter Durchmesser oder gar mehr bei höheren Frequenzen in sich schwingt und somit für die Schallaufnahme ungeeignet wird. Tonndorf and Khanna (1970) demonstrierten das sehr schön mittels Interferenz-Holographie am Trommelfell der Katze. Eine relativ starre Platte ist jedoch in der Lage,

auch hohen Frequenzen zu folgen, was schon lange beim Bau von Kondensator-Mikrophonen ausgenutzt wird. (Infolge der Kleinheit ihres Trommelfelles kommen Fledermäuse ohne eine solche „knöcherne Membran" aus.)

Der Bau der Gehörknöchelchenkette von *Kogia* deutet darauf hin, daß der Malleus-Incus-Komplex keine Torsionsschwingung durchführt, sondern eine Biegeschwingung (Abb. 9). Die Schwingungen der lateralen Wand werden durch den Bereich der Verwachsung des Malleus auf letzteren übertragen. Da der Proc. sigmoideus nicht durch

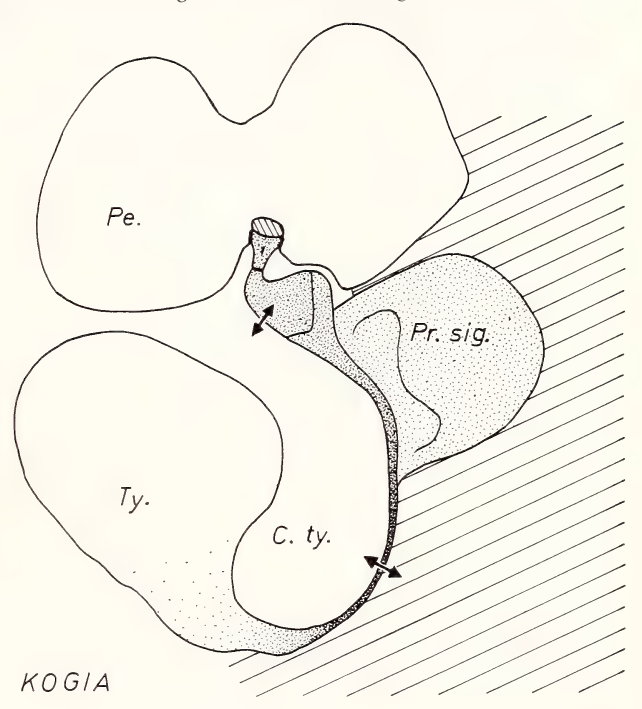


Abb. 9. Halbschematischer Transversalschnitt durch das Gehörorgan von *Kogia.* Mandibulärer Fettkörper schraffiert. Die Beweglichkeit der lateralen Wand des Tympanicums (Ty.) ist durch die Punktierung angedeutet. Die Pfeile geben die Richtung der angenommenen Grundschwingung an. Pr. sig. = Proc. sigmoideus; C. ty. = das lufterfüllte Cavum tympani; Pe. = Perioticum

das Perioticum stabilisiert wird, muß auch dieser in das schwingende System des Tympanicums einbezogen sein. Die dazu sehr großen Massen des medialen Tympanicumwulstes sowie des Perioticums dienen durch ihre Trägheit als ruhende Referenzbasis der schwingenden Teile. Einzelheiten der Schwingungsweise müssen jedoch erst experimentell untersucht werden. Das ist schon deshalb notwendig, da bereits bei weniger komplexen Systemen der Schwingungsmodus sich mit der anregenden Frequenz verändert (Fleischer 1974b). Stärke und Lage des kurzen Incusarmes (Abb. 6, 8) lassen jedoch vermuten, daß dieser Relativbewegungen zwischen Perioticum und Tympanicum aufnimmt und so auf die Gehörknöchelchenkette überträgt.

Handelt es sich bei der geschilderten Weise der Schalleitung um sogenannte Knochenleitung? Auf den ersten Blick erscheint das so, da außer den Knorpelschichten in den Gelenken nur knöcherne Teile zur Aufnahme und Weiterleitung der Schwingungen dienen. Nach der Definition in der umfassenden Arbeit von Tonndorf (1966) ist das jedoch keineswegs der Fall. Relativbewegungen zwischen Perioticum und Squamosum spielen bei *Kogia* keine Rolle, insbesondere, da das Gehörorgan vom Schädelskelett abgekoppelt ist. Verbiegungen des Perioticums, die zu Volumänderungen des Innenohres führen könnten, sind nicht notwendig. Sie werden vielmehr durch die enorme Dichte und Stabilität des Perioticums unterdrückt. Alle Einflüsse von Schädelschwingungen auf das Trommelfell entfallen, da letzteres fehlt. Im Prinzip

handelt es sich lediglich darum, daß die Schwingungen einer an hohe Frequenzen angepaßten starren Platte (der lateralen Wand des Tympanicums) auf die Gehörknöchelchenkette übertragen wird. Ein solcher Mechanismus fällt nicht unter den Begriff der Knochenleitung.

An dieser Stelle ist noch zu fragen, ob *Kogia* eine Ausnahme unter den Odontoceti darstellt. Obwohl genauere Untersuchungen, vor allem der Weichteile, noch nicht durchgeführt wurden, gibt es Hinweise dafür, daß auch bei anderen Arten ein gleichartiges Prinzip entwickelt ist. Das gilt mit ziemlicher Sicherheit für *Physeter* und mit einiger Wahrscheinlichkeit auch für *Ziphius, Beradius* und *Mesoplodon.* Alle hier genannten Arten gehören nach Simpson (1945) zu den Physeteroidea. Ob diese Spezialisierungen für alle Arten dieser Gruppe charakteristisch sind, oder ob diese auch von anderen Odontoceti entwickelt wurden, muß noch festgestellt werden. Die Befunde deuten jedoch darauf hin, daß die Odontoceti zwei Methoden der Aufnahme und Weiterleitung des Schalles entwickelt haben. Entweder mit Trommelfell und Lig. tympanicum oder ohne diese Strukturen, wobei letzterer Modus der spezialisiertere ist.

Zusammenfassung

Das Gehörorgan von *Kogia breviceps* zeichnet sich durch eine Reihe von Besonderheiten aus. Die Verankerung am Schädel erfolgt über einen großen und pneumatisierten Fortsatz des Tympanicums. Trommelfell, Lig. tympanicum und Pars transversalis des Malleus fehlen und die tympanale Öffnung ist durch eine dünne Knochenplatte ersetzt. Der Malleus-Incus-Komplex hat keine morphologische Rotationsachse mehr. Es gibt Hinweise darauf, daß *Kogia* keine Ausnahme darstellt, sondern Vertreter einer ganzen Gruppe von Odontoceti ist, die einen neuen Schwingungstyp im Mittelohr entwickelt hat und so ohne Trommelfell auskommt.

Summary

On the specialized hearing organ in the pygmy sperm whale (Kogia breviceps)

The hearing organ is characterized by a number of specializations. It is connected to the skull via a voluminous pneumatized process of the tympanic bone. There is no tympanic membrane, no tympanic ligament, and the transversal part of the malleus is missing as well. The lateral opening of the tympanic bone is replaced by a thin bony plate. No morphological axis of rotation can be found in the malleus-incus complex. There is evidence that *Kogia* is no single exeption but a representative of a group of Odontoceti of its own. These animals have developed a special typ of vibration in the middle ear so that they do not need a tympanic membrane any more.

Anmerkungen

Das Untersuchungsmaterial wurde in liebenswerter Weise von Dr. David K. Odell (School of Marine and Atmopheric Sciences, Univ. of Miami) und von Dr. Carl Chatman (Seeaquarium Miami) zur Verfügung gestellt. Die vorliegende Arbeit ist ein Beitrag zum Marine Mammal Sensory Organ Program an der School of Marine and Atmospheric Sciences der Univ. of Miami.

Literatur

Backus, R. H.; Schevill, W. E. (1966): Physeter clicks. In Norris, K. S. (Hrsg.): Whales, Dolphins, and Porpoises. 510—527. Berkeley and Los Angeles.

Boenninghaus, G. (1904): Das Ohr des Zahnwales. Zool. Jahrb. Abt. Anat. **19,** 189—360.

Busnel, R. G.; Dziedzig, A. (1966): Acoustic signals of the Pilot whale *Globicephala melaena* and of the porpoises *Delphinus delphis* and *Phocaena phocaena.* In Norris, K. S. (Hrsg.): Whales, Dolphins, and Porpoises. 607—646. Berkeley and Los Angeles.

Caldwell, D. K.; Prescott, J. H.; Caldwell, M. C. (1966): Production of pulsed sounds by the pygmy sperm whale, *Kogia breviceps.* Bull. Soc. California Acad. Sci. **65,** 245 bis 248.

CALDWELL, M. C.; CALDWELL, D. K. (1969): Simultaneous but different narrow-band sound emissions by a captive eastern pacific pilot whale, *Globicephala scammoni.* Mammalia **33,** 505—510.

CUMMINGS, W. C.; THOMPSON, P. O.; COOK, R. (1968): Underwater sounds of migrating gray whales, *Eschrichtius glaucus* (Cope). J. Acoust Soc. Amer. **44,** 1278—1281.

CUMMINGS, W. C.; THOMPSON, P. O. (1971): Underwater sounds from the blue whale, *Balaenoptera musculus.* J. Acoust. Soc. Amer. **50,** 1193—1198.

DIERCKS, K. J. (1972): Biological sonar systems: a bionics survey. Final report to the Naval Ship Systems Command. Applied Res. Laboratories Univ. of Texas, Austin, 1—190.

DUDOCK VAN HEEL, W. H. (1962): Sound and Cetacea. Netherlands J. Sea Res. **1,** 407—507.

EVANS, W. E. (1973): Echolocation by marine delphinids and one species of fresh-water dolphin. J. ACOUST. Soc. Amer. **54,** 191—199.

FLEISCHER, G. (1973a): Studien am Skelett des Gehörorgans der Säugetiere, einschließlich des Menschen. Säugetierkundl. Mitt. **21,** 131—239.

— (1973b): On structure and function of the middle ear in the bottle-nosed dolphin *(Tursiops truncatus).* Proc. 9th Ann. Conf. on Biol. Sonar and Diving Mammals (Menlo Park; Cal.) 137—179.

— (1974a): Structural analysis of the tympanicum-complex in the bottle-nosed dolphin *(Tursiops truncatus).* J. Auditory Res. (im Druck).

— (1974b): On a mechanical model of a bat's middle ear. J. Auditory Res. Suppl. **3,** 1—76.

FRASER, F.; PURVES, P. (1960): Hearing in cetaceans, evolution of the accessory air sacs and the structure and function of the middle ear in recent cetaceans. Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool. **7,** 1—140.

GIRAUD-SAUVEUR, D. (1969): Recherches biophysiques sur les osselets des cetaces. Mammalia **33,** 285—340.

HALL, J. D.; JOHNSON, C. S. (1972): Auditory thresholds of a killer whale *Orcinus orca,* L. Acoust. Soc. Amer. **51,** 515—517.

HERMAN, L. M.; ARBEIT, W. R. (1972): Frequency difference limens in the bottlenose dolphin: 1—70 KC/s. J. Auditory Res. **12,** 109—120.

JACOBS, D. W.; HALL, J. D. (1972): Auditory thresholds of a fresh water dolphin, *Inia geoffrensis, Blainville.* J. Acoust. Soc. Amer. **51,** 530—533.

JOHNSON, C. S. (1966): Sound detection threshold in marine mammals. In TAVOLGA (Hrsg.): Marine Bio-Acoustics. **2,** 247—255. New York.

KASUYA, T. (1973): Systematic consideration of recent toothed whales based on the morphology of the tympano-periotic bone. Scientific Repts Whales Res. Inst. (Tokyo) **25,** 1—103.

KELLOG, W. (1965): Porpoises and sonar. Chicago–London; 117 S.

MCCORMICK, J. G.; WEVER, E. G.; PALIN, J.; RIDGWAY, S. H. (1970): Sound conduction in the dolphin ear. J. Acoust. Soc. Amer. **48,** 1418—1428.

MØHL, B.; ANDERSEN, S. (1973): Echolocation: high-frequency component in the click of the harbour porpoise *(Phocaena ph.* L.). J. Acoust. Soc. Amer. **54,** 1368—1372.

NORRIS, K. S. (1966): Whales, Dolphins, and Porpoises. Berkeley and Los Angeles.

— (1968): The evolution of the acoustic mechanisms in odontocete cetaceans. In DRAKE, E. T. (Hrsg.): Evolution and Environment. 297—324. New Haven.

PAYNE, R. S.; MCVAY, S. (1971): Songs of humpback whales. Science **173,** 585—597.

POULTER, T. C. (1971): Ultrasonic frequencies recorded from three captive blind dolphins *(Platanista gangetica).* Proc. 7th Ann. Conf. on Biol. Sonar and Diving Mammals (Menlo Park; Cal.) 13—14.

PURVES, P. E.; VAN UTRECHT, W. (1963): The anatomy and function of the ear of the bottle-nosed dolphin, *Tursiops truncatus.* Beaufortia **9,** 241—256.

— (1966): Anatomy and physiologiy of the outer and middleear in cetaceans. In NORRIS, K. S. (Hrsg.): Whales, Dolphins, and Porpoises. 320—376. Berkeley and Los Angeles.

REYSENBACH DE HAAN, F. W. (1957): Hearing in whales. Acta Otolaryngol.; Suppl. **134,** 1—114.

ROMANENKO, E. V.; TOMILIN, A. G.; ARTEMENKO, B. A. (1965): On the question of sound formation and the directing of sounds in dolphins. Bionika-Sammlung 369—373 (Russisch, engl. Übers.).

SCHEVILL, W. E.; WATKINS, W. A.; BACKUS, R. H. (1964): The 20-cycle signal and *Balaenoptera* (fin whales). In TAVOLGA (Hrsg.): Marine Bio-Acoustics. **1,** 147—152. New York.

SCHEVILL, W. E.; WATKINS, W. A. (1966): Sound structure and directionality in *Orcinus* (killer whale). Zoologica **51,** 71—76.

SIMPSON, G. G. (1945): The principles of classification and a classification of mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **85,** 1—350.

TONNDORF, J. (1966): Bone conduction studies in experimental animals. Acta Oto-Laryngol. Suppl. **213,** 1—132.

TONNDORF, J.; KHANNA, S. M. (1970): The role of the tympanic membrane in middle ear transmission. Annals Otol. Rhinol., Laryngol. 79, 743—753.
WINN, H. E.; PERKINS, P. J.; POULTER, T. C. (1971): Sounds of the humpback whale. Proc. 7th Ann. Conf. on Biol. Sonar and Diving Mammals (Menlo Park; Cal.) 39—45.
YAMADA, M. (1953): Contribution to the anatomy of the organ of hearing of whales. Scientific Repts Whales Res. Inst. (Tokyo) 8, 1—79.

Anschrift des Verfassers: Dr. GERALD FLEISCHER, Institut und Museum für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen, D-7400 Tübingen, Sigwartstraße 10

Number and distribution of wolves in Italy

By E. ZIMEN and L. BOITANI

Receipt of Ms. 10. 8. 1974

Introduction

There have been no reports on wolves in the Italian part of the Alps for the last 100 years. However, until about 20 years ago, wolves probably inhabited most of the Appennines, from Appennino Tosco – Emiliano to the very southern tip of Italy, Mt. Aspromonte in Calabria. There is no proved information on the exact former range of the wolf in the Appennines. But older people in many areas, no longer inhabited by wolves, say they remember times when wolves were common. They were said to be easily seen in winter around villages and towns even in areas of low altitude and wolf kills were reported in many areas.

The number and distribution of the wolf in the Appennines has never been known. According to recent rough estimates, only about 300 (SIMONETTA 1968) to 200 wolves (SIMONETTA 1971; TASSI 1971) were thought to have survived in the Appennine range.

The Italian National Appeal of the World Wildlife Fund started a campaign in order to save the wolf and, as a result, the wolf was ensured full protection from hunting, trapping and poisoning by a ministerial decree from Jan. 1, 1971 to Dec. 31, 1973. To have this decree prolonged, however, more precise information on the real status of the wolf in Italy was needed. A study on the number and distribution of the wolves in the Appennines therefore was conducted in the late winter, spring and summer of 1973.

Methods

Because of the enormous range that had to be checked for wolves (70.000 km^2) an over all census could only be accomplished by indirect means. Such a method is by its nature open to a broad variety of possible errors. To test the results obtained by the indirect census a field census was carried out in a selected area covered before by indirect means.

The indirect census was done by:

Z. Säugetierkunde 40 (1975) 102—112

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

1. Travelling the whole possible range of the wolf, e. g. middle and southern part of the Appennines from south of Florence to the south of Calabria, and check on the ecological conditions of those areas where wolves are supposed to have survived.
2. Interviewing people living in these areas.
3. Checking all recent reports on sightings and killings of wolves and of damage done by wolves.

The technique of interviewing as well as our behaviour had to change along with the different attitudes and cultural backgrounds of the people. Often we had to approach by talking of matters very different from wolves. Several glasses of wine were often necessary before the real interview could be started.

All interviews were informal. After a period of general talking a few standard questions were asked. To test the reliability of the informant(s) these questions were repeated in different forms during the talk. We soon found out that only those persons who had had direct personal experience with wolves were to be trusted, e. g. shepherds, forestry men, road maintenance workers, hunters, hunting wardens or other people that for any reason have to stay out in the field. The best information came from people having no direct affairs with wolves: shepherds and hunting wardens often tended to exaggerate while the forestry men, road workers and also some of the hunters gave more reliable information. Civil authorities like police, "carabinieri" or village mayors normally were not well informed.

There was a marked correlation between personal experience of wolves, absence of fear of wolves and reliability of the information given. Fear of wolves or the belief in wolves being dangerous to humans, as well as the belief that wolves cause enormous damage to lifestock and game animals were positively correlated with lack of personal experience with, and general ignorance about, wolves.

The possible wolf range in the regions of Toscana, Marche, Umbria, Lazio, Abruzzi, Molise, Campania, Basilicata and Calabria was travelled through for a total of 34 days.

The direct census was carried out in the Maiella — Parco d'Abruzzo area (for area description see p. 105). The area was selected because part of it is a National Park and because of the relatively good number of wolves that have survived here.

Information on the number and movements of wolves was obtained by searching for, and following, tracks in the snow. In 3 cases information was obtained by howling to which wolves answered, and once a pack of 6 wolves was seen. Moving on snow was done on skis or snow shoes. When roads passed through the census area, the surronding range was observed from cars. All co-workers had binoculars. In addition 2 telescopes were used.

Beside the 2 authors, 8 men (friends and members of the W.W.F. and park wardens from the National Parks of Gran Paradiso and of Abruzzo) helped to conduct the study. In Parco d'Abruzzo we had the added help of a further 10 wardens from the park.

The study was conducted from March 10—18, 1973.

Results

The northern limit of land inhabited by the appennine wolf is now at Mts. Sibillini, the southern limit at Monti della Sila. Within this range the distribution is restricted to mountain areas with the only exception of the "Agro Romano" area north of Rome. Communication between the wolves of these mountainous "islands" seems to be very difficult if not impossible. The "islands" are all surrounded by areas of low altitude with a high human population density and many old and new roads, suburban developments, factories etc.

The whole range of the Appennines was covered by the census, but this report only concerns those areas where wolves are still believed to have survived (see table).

Mts. Sibillini — Monti della Laga (Marche, Abruzzo, Umbria)

Approximate size: 1.900 km². *Area description:* Two major ranges. 1. North of river Tronto with the highest point of M. Vettore (2.478 m) and 5 other mountains over 2.000 m. 2. South of river Tronto with Monti della Laga and Mt. Gorzano (2.455 m) and the artificial lake of Campotosto. *Vegetation:* The northern part is mainly covered by beech forest up to 1.800 m. The southern part is a mainly

Extension of wolf inhabited areas and number of wolves in the Appennini mountains

Area	Appr. extension (in qkm)	Appr. number of wolfes
1. Mts. Sibillini, Monti della Laga	1900	8
2. Altopiano delle Rocche, Mt. Velino, Mt. Sirente	750	5
3. Tarquinia — Tolfa	650	7
Campagnano — Agro Romano	450	5
(3. total)	1100	12
4. Maiella, Piano Cinque Miglia, Parco Nazionale d'Abruzzo	1500	21
5. Monti del Matese	400	3
6. Monte Cervialto, Polveracchio, Termino	300	8
7. Monti Alburni	120	4
8. Monti Sirino, Raparo, Alpi	275	4
9. M. Pollino, Campo Tenese, Catena Costiera	650	12
10. Monti della Sila	1650	25
Total	8645	102

open range pasture area. *Human population:* Most villages are situated at the edge of the area. The density is low. One road along the river Tronto crosses the area. *Livestock:* In the southern part sheep herds from the lowlands of Lazio are numerous in summer. There are few reports of damage done by wolves. *Estimated wolf number:* 8. Despite the fact that hardly any damage is done to livestock there are reliable reports on wolves.

Altopiano delle Rocche — Mt. Velino (2.487) — Mt. Sirente (2.350) (Abruzzo)

Appr. size: 750 km². *Area description:* The area consist of a high altitude plateau (mean altitude: 1.100 m) surrounded by mountains up to 2.400 m. *Vegetation:* Open pastures and scattered beech forest on the mountain sides up to 1.800 m. *Human population:* Originally low. Now highly exploited for skiing and accompanying tourist facilities. *Livestock:* A few sheep herds in summer. Hardly any damage has been reported over the last years. *Estimated wolf number:* 5. They will probably not survive very long due to the heavy human exploitation of the area.



Fig. 1. Areas in the Appennini Mountains inhabited by wolves

Tarquinia — Vetralla — Bracciano — Campagnano — Monti della Tolfa (Lazio)

Appr. size: The limits of this area can hardly be outlined. A main part of about 650 km² consists of Monti della

Tolfa and the plains to the north. Another 400 to 500 km² covers the adjacent area from the lake of Bracciano to the villages of Campagnano and Sacrofano. *Area description:* Rolling country with the highest peak, Monti della Tolfa only 616 m high. *Vegetation:* Cultivated and partly abandoned small fields, pastures, hedges and scattered bech and pine forest — the typical "agro romano". *Human population:* Of low density centered in small villages. No industry, few paved roads and little triffic. *Livestock:* A good number of sheep and cattle herds graze here most of the year. Losses by wolves are rarely claimed. *Estimated wolf number:* 12. This is, compared with the other areas a very unusual wolf habitat. The area is much frequented by hunters and the hunting pressure on wolves is probably high. Killings are reported (2 during the winter 72 to 73). Still it seems wolves have managed to survive in this area, the only area outside the higher parts of the Appenines. The reason for this is probably to be found in the low human population density, the almost complete agricultural land use with no industry or other forms of so-called modern development and in the big ecological diversity of the area.

Maiella — Piano di Cinque Miglia — Parco Nazionale d'Abruzzo (Abruzzo)

Appr. size: Maiella range: 450 km², Cinque Miglia range: 400 km², Parco d'Abruzzo and adjacent areas: 650 km², Total: 1.500 km². *Area description:* (Figure 2) The area can be divided into 3 parts: 1. The Maiella range consists of a broad open valley from the village of Caramanico (602 m) over the pass of Guado di S. Leonardo (1.282 m) to the village of Campo di Giove (1.064 m) surrounded by the two rocky alpine ranges of M. Mileto (1.920 m), M. Mozzona (2.061) to the west and Montagna della Maiella (up to 2.737 m) to the east. 2. The Cinque Miglia is a high altitude flat and broad valley surrounded by a high mountain range to the west (M. Greco 2.285 m) and a more soft rolling hill area to the east. 3. Parco d'Abruzzo and the adjacent areas consist of partly rocky alpine mountain ranges, of rolling hills and both narrow and broad valley systems of an altitude down to 800 m. The 3 areas are connected with each other by high altitude passes. *Vegetation:* The Maiella and the Cinque Miglia ranges are mainly open pastures and alpine meadows as in Parco d'Abruzzo except that here there are also large, partly virgin beech and pine forests. *Human population:* Maiella range: low. Some small villages in the lower part of the valley. One ski hotel at the pass Guado di S. Leonardo. Piano di Cinque Miglia: some smaller and bigger villages and the town of Roccaraso, biggest ski resort in the central Appennines. Most ski and tourist activities are centered here. Some more ski facilities at Campo di Giove. Parco d'Abruzzo: some villages and the town of Pescasseroli in the valleys. Extensive ski facilities at Pescasseroli and the surrounding mountains. *Livestock:* sheep herds of up to 2—3.000 animals each graze the whole area from June until the end of October, November. They are herded by 1—3 shepherds and many dogs. In addition smaller local herds of sheep and goats graze the area almost all year around. At night the sheep are mostly kept in small enclosures. There is a steady decline in the number of herds as well as the number of sheep in the herds partly because shepherds give up their jobs.

Damage by wolves is reported every year, mostly in the month of June, end of September, October and November (the summer tourist season lasts from around July 15 to September 15). According to the information given by the shepherds there were up to 8 sheep herds with about 7.000 animals in the Maiella area during the 1972 season. On August 2, 20 sheep were killed at night in an enclosure. Until the end of September no more attacks were noticed. In October the wolves

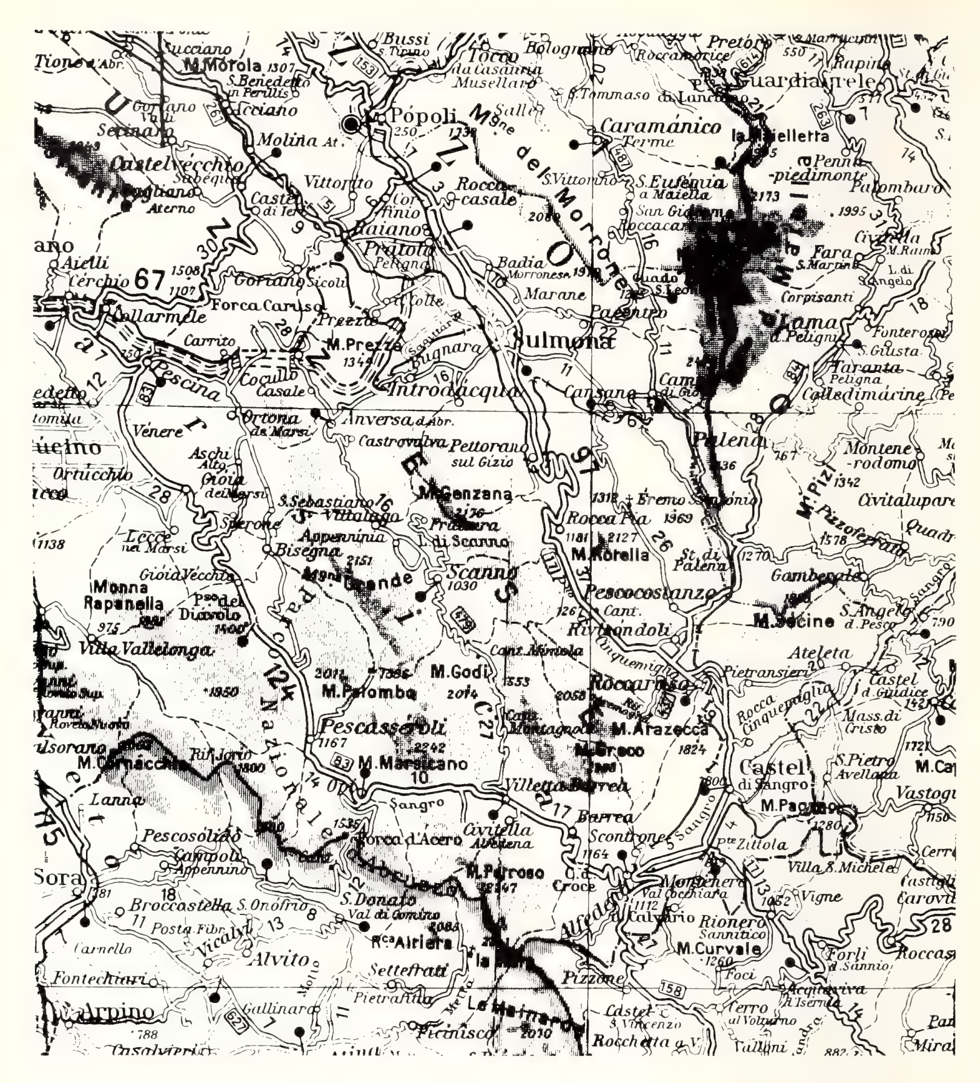


Fig. 2. The Maiella - Piano di Cinque Miglia - Parco d'Abruzzo range

came back again and visited the different enclosures often. On some occasions they got 1 or 2 sheep but due to the many dogs there were no further mass slaughters. The shepherds figured that the total kill of the year was between 40 and 50 animals.

Estimated wolf number: By means of the indirect census about 20 to 25 wolves are thought to live in the area. The direct field census counted at least 16 wolves and found 21 wolves to be the most probable number.

Monti del Matese (Campania — Abruzzo)

Appr. size: 400 km². *Area description:* High altitude mountain area with peaks up to 2050 m (M. Mileto). *Vegetation:* The area is mostly covered by beech forest. There are some scattered pastures and high altitude alpine meadows. *Human*

population: Originally low. Today there is an expanding tourist industry around one major ski resort. *Livestock:* A few sheep herds in summer. No damage reported in the last 3 years. *Estimated wolf number:* 3. Until 10 years ago the Monti del Matese was supposed to be "classical" wolf country. Shepherds claim that some wolves still exist but evidence is poor. In the last 3 years there have been no authentic sightings of wolves. However, since most probably wolves were still living in the area 3 years ago, we think it is possible that some wolves have survived here.

Irpinia: Monte Cervialto (1809) — Monte Polveracchio (1790) — Monte Terminio (1783) (Campania)

Appr. size: 300 km². *Area description:* Rocky, wild, uncultivated mountain range. *Vegetation:* Partly virgin beech forest. Scattered open pastures. *Human population:* No settlements except a growing tourist centre at Lago Laceno. *Livestock:* During summer sheep and also some cattle herds graze in the area. No mass slaughters by wolves are reported but occasionally a few sheep or a calf are said to be killed. *Estimated wolf number:* 8. There were no reports on sightings of packs consisting of more than 3 wolves. Local people think that the wolves either live solitarily or in pairs.

Monti Alburni (Campania)

Appr. size: 120 km². *Area description:* Open, gentle, high altitude country with 2 mountain ranges up to 1742 m. *Vegetation:* Mainly open pastures. *Human population:* Low density. Few small villages situated at the edges of the area. *Livestock:* Cattle herds in summer. After 3 years of silence, 7 cows were reported killed in October 1972. *Estimated wolf number:* 4. There is a slight possibility that some isolated individuals also have survived at Mt. Cervati (1899), Mt. Motala (1700) south of M. Alburni.

Monte Sirino (2005) — Monte Raparo (1761) — Monte Alpi (1892) (Basilicata)

Appr. size: 275 km². *Area description:* Highly erosive, rocky, open mountain range. *Vegetation:* Open mountain pastures. Hardly any forest. *Human population:* Low density and until now no tourist facilities. However, ski lifts and relative constructions are planned. *Livestock:* Cattle herds in summer. In winter the herds are moved down to the winter ranges along the sea coast. Damage is seldom reported. *Estimated wolf number:* 4. There are reports that the wolves follow the cattle into the winter range.

M. Pollino — Campo Tenese — Catena costiera (Basilicata, Calabria)

Appr. size: 650 km². *Area description:* Wild, rocky, high altitude mountain area with two alpine ranges up to 2271 m (Serra Dolcedorme), connected by the highland of Campo Tenese. *Vegetation:* Beech and silver fir forest and open alpine meadows and pastures. *Human population:* Originally very low. Now there is a large scale tourist development in progress. The area is crossed by the Autostrada Napoli — Reggio Calabria. *Livestock:* A few cattle herds. Hardly any damage reported. *Estimated wolf number:* 12. Only sightings of single wolves or small packs are reported.

Monti della Sila (Calabria)

Appr. size: 1650 km². *Area description:* The 3 mountain ranges of Sila Greca, Sila Grande and Sila Piccola have many peaks of around 16–1700 m with a maximum of 1928 at Botte Donato. *Vegetation:* Mainly dense forest of beech and Calabrian pine. *Human population:* Originally low. Today the tourist industry is well developed in many parts of the area. *Livestock:* Cattle herds mainly at the edges of the area. *Estimated wolf number:* 25. Again local people report that they normally see only 1, sometimes 2 or 3 wolves at a time.

We estimate the total number of wolves living in the Appennines to be around 100. Their distribution is today restricted mainly to high isolated mountain ranges. The total area inhabited by wolves is around 8500 km², e. g. 12 % of the 70.000 km² Appennine range. The average population density of approximately 1 wolf per 85 km² must be considered low compared with other comparable wolf habitats (Mech 1970; Pimlott 1967; Bibikov 1973). However, taking in account the very poor food situation for the wolves (see below), the relatively high human population density even in the higher parts of the Appennines, the unprotected status of the wolf until Jan. 1, 1971 and the common use of poison in predator control it seems astonishing that wolves have survived at all.

In all the mountain "islands" where wolves have managed to survive the natural big prey species – Red Deer *(Cervus elaphus)*, Roe Deer *(Capreolus capreolus)* and Chamois *(Rupicapra rupicapra)* – have been exterminated except for the small chamois population and some few reintroduced red deer in and around the Abruzzo National Park.

In the areas north of Monti del Matese summer grazing of sheep is common. The wolves do some damage. Grazing cattle are normally kept in pastures close to the villages. Except for a few calves taken each year, little damage to cattle is reported. Horses are hardly ever killed. Some dogs are killed and eaten, mainly in winter.

South of Monti del Matese cattle is the main domestic species grazing on the mountain pastures and meadows during the summer. Few attacks are reported. Some sheep and goats are taken and quite a few dogs are reported killed each year, again mainly during the winter.

Despite the comparable little damage done by wolves some hunters in the south seem to push hard towards the total elimination of the wolf. We got the impression that they have little respect for the wolf protection law.

We have little information on the number and behaviour of feral dogs in the Appennines. However, it is most likely that some of the damage reported to have been done by wolves has to be attributed to feral and other free running dogs.

The direct census

Maiella range

Early in the morning on March 12 – after 24 hours of heavy snow fall – deep tracks of wolves were found coming down from the slopes of M. Mileto going into the ravine south of the road from Pacentro to Guado di San Leonardo. By backtracking and walking out all the tracks, tracks of 6 wolves could be distinguished. In the evening we heard soft howling from down the ravine when walking above on the road. To human howling the wolves answered at once. Some minutes later we saw 6 wolves playing in the snow at the bottom of the ravine.

No other wolf tracks were seen on that day.

The next day, all efforts were concentrated on following the movements of the wolves seen the night before. No tracks were seen going out of the ravine nor were any new tracks found inside the ravine when walking through on snow shoes. No answer was given to human howling, nor were there any signs of wolves in the ravine. It therefore seems very likely that all the wolves had moved out of the ravine by early morning at the latest. The only possible way out making no tracks was on the hard covered, snow cleared road.

On the same day many tracks of big canides were found close to a cowshed outside the village of S. Eufemia. All dogs were supposed to have been locked in during the night. Later tracks of at least 5 wolves were seen coming from S. Eufemia and going up towards the Maiella mountains.

It seems most likely that these tracks were made by the same wolves seen last night in the ravine. The road distance between the ravine and S. Eufemia is 16 km.

No tracks were seen going towards or coming from the Cinque Miglia area. We can therefore conclude that at least 6 wolves stayed in the area during the study.

Cinque Miglia

The area was covered on March 14, moving by car on the 3 roads going through the area and on skis.

Tracks of an unknown number of wolves were seen above the village of Rocca Pia (1158 m). Other tracks of at least 2 wolves were followed south-east of the road through Piano di Cinque Miglia. No other tracks were seen on that day. Over 1400 m the snow was still deep and soft. No tracks, not even fox tracks, were seen. We therefore can exlude all movements of wolves from the Cinque Miglia area over the range of Serra Sportera, M. Pratello, M. Greco into or from the Parco d'Abruzzo area during the time of the study.

Employees at the Hotel Piano Cinque Miglia reported that they had seen a pack of up to 6 wolves around the hotel on many occasions this winter. The wolves killed and partly ate one dog. The remains were poisoned. One wolf came back to eat on the remains and was killed. The body and teeth of the wolf were examined. It was probably a young, 10 month old female wolf.

During the time of the study at least 2 but probably 5 wolves stayed in the area.

Parco d'Abruzzo

On March 16, after 32 hours of heavy snow fall, the whole Parco d'Abruzzo range was searched by 20 men in all.

No tracks of wolves were seen in any region with deep soft snow, e. g. over 1300 m. Tracks of at least 2 wolves were seen just outside the park border close to the road to Gioia dei Marsi at km 29. Local people reported that wolves had killed 7 and on another occasion 3 sheep during the last days. They also reported having seen a pack of 4 wolves at km 22 7 days before. Close to a sheep pen outside the village of Villetta Barrea (1031 m) tracks of probably wolves, at least 2, one bigger and one smaller, indicated considerable movement. The tracks left the village in the direction of Rocca Tre Monti. Here they were found again. Now tracks of at least 3 wolves could be discriminated. They were followed to the feeding place where they intermingled with many fox tracks. (This wolf pack is fed during the winter by park wardens).

1 km south-east of Pescasseroli probable wolf tracks of at least one animal were going straight up the hill side in the direction of Valle Filatoppa.

No other wolf tracks were seen on that day.

The next day tracking was difficult because of the hard snow cover. Possible wolf tracks were seen in the lower part of Valle del Schienacavallo 2 km west of Pescasseroli. In the evening a pack of probably 4 wolves answered to human howling from the forest above the feeding place.

On March 18 the north-eastern part of the area was covered, travelling by car.

Probable wolf tracks were seen high up about 1700 m on the northern slopes of M. Godi (2011 m).

Around the village Scanno (1041 m) many new and old tracks were found. Most of the tracks were probably made by wolves because the tracks went from and to a steep and rocky, inaccessible area above the village. One man of the village said he had seen 3 wolves a night ago and 2 wolves the night before.

In all, tracks of wolves were seen in at least 3 different parts of the Parco d'Abruzzo range: at the road to Gioia dei Marsi, around Villetta Barrea and the feeding place, and at and above Scanno, maybe also at Pescasseroli. It is very unlikely that the tracks were made by the same wolves in all locations. The deep snow in the higher regions makes travelling over the mountain ranges separating the 4 locations improbable. Even moving on roads the locations are all at least 15 km apart.

If the tracks around Pescasseroli were made by wolves it is possible that they were made by the same wolves who stayed around the feeding place. Comunication between the other 3 locations, however, can be excluded.

Therefore we can count at least 8 wolves in the Parco d'Abruzzo area. Probably there are some more, maybe around 12 living in 3 or 4 packs of 3 to 4 wolves each. This corresponds well with the information the director of the Parco d'Abruzzo has concerning the number of wolves in this area (Tassi 1971). For the whole study area we counted at least 16 wolves. The most probable number is 21, maybe a few more.

Range and movements

No wolf tracks below 900 m and only once wolf tracks over 1300 m (at 1700 m on the slopes of M. Godi) were seen. In winter during the time of deep snow in the mountains the range of wolves therefore seems to be limited to an area of high altitude valleys and passes above the region of dense human settlements and below the high mountain region.

Most tracks were found close to villages situated below mountain passes: Pescasseroli, Scanno, Villetta Barrea, Rocca Pia, S. Eufemia. Fox tracks in great number were also seen here. This indicates that individuals of both species look for eatable things, either domestic animals or garbage which is dumped in large quantities outside these villages. From what we saw from the tracks and heard from local people, the wolves only come to or move around the villages at night. In the daytime they retreat into inaccessible areas. During the summer they are almost never seen close to human settlements. Recent studies on the ecology and behaviour of the Appennine wolf show, however, that the wolves also come close to villages looking for eatable things during the summer (Zimen and Boitani, in prep.)

The wolves obviously avoided moving in deep snow as much as possibly. When moving in deep snow they did this in single file and backtracking was common. Detours were made to take advantages of wind swept ridges, of southern slopes or of rocks around which the snow melts faster. Some tracks were seen going straight up or down steep mountain slopes. Probably much travelling is done at night on snow cleared roads. Pack splitting was usual.

Winter food habits

We have little information on what the wolves live on in winter. One thing, however, seems certain: except for the pack being fed in the National Park, wolves have very little to eat in winter. All our observations indicate that the wolves partly live on garbage found around the mountain villages. This would make competition with foxes, who seem much better adapted to such a living, a serious threat to the wolves.

We have some information on successful preying on dogs: 1 big dog at the Hotel Cinque Miglia, 1 big female dog with her 2 cubs in S. Eufemia at night, March 10. In S. Eufemia the wolves were also supposed to have broken into a pig shed and killed some pigs. The killing of domestic animals inside villages, however, is certainly not often done because the animals normally are closed in at night.

Tracks of some hares *(Lepus europaeus)* were seen but it is doubtful that the wolves are able to kill many. Other potential prey is foxes and rodents.

Discussion

The results of both the indirect and the direct census only give a rough estimate of the real status of the wolf in the Appennines. However, despite the uncertainty about the exact number, the wolf must be considered a highly endangered species in Italy. The pattern of distribution is particularly alarming. The wolf population is divided into small almost completely isolated groups or individuals. There seems to be little hope for the survival of the wolf in many of these isolated mountain "islands".

Beside the hunting and poisoning and the lack of natural prey the reason for the fast decline of the Appennine wolf population in the last years in probably to be found in the development of human population activities. Ski and tourist facilities and activities are rapidly changing the structure of these last mountain refuges of the wolf.

From this short study any detailed conclusions for necessary steps to save the wolf in Italy cannot be made. However, 6 obvious facts must be considered in all further wolf management programs:

1. Protection of biotope. No further extensive developments, especially for the tourist industry, in all areas inhabited by wolves.
2. Complete year-round protection from hunting, trapping and poisoning.[1]
3. Prohibition of the use of poison in fox management at least in all wolf areas.
4. Reintroduction and protection of native herbivores in all wolf areas. Until big game populations have been built up, winter feeding seems indispensable.
5. Compensation to the shepherds and farmers for all damage done by wolves.
6. Education of the public on the role and the real nature of the wolf.

Summary

The number and distribution of the wolf in Italy was investigated by an indirect census over the whole Appennine range. To test accuracy of the information obtained by the indirect method, a direct field census was conducted in a selected area covered before by indirect means.

[1] The ministerial decree for the full protection of the wolf in Italy has been prolonged until the end of 1976.

Around 100 wolves were counted over the whole Appennine range. The northern limit is today Mts. Sibillini, the southern limit at Monti della Sila. Within this range the distribution is restricted to high altitude mountain areas so that the population is divided into small isolated groups.

The direct census counted at least 16 and found 21 the most probable mumber of wolves in the 1500 km² large Maiella — Parco d'Abruzzo range.

One of the reasons for the fast decline of the wolf population in the last years is believed to be the extensive development of tourist industry in the last high altitude refuges of the wolf. The wolf must be considered a highly endangered species in Italy. Some proposal for further wolf management programs are made.

Zusammenfassung

Anzahl und Verbreitung von Wölfen in Italien

Ziel dieser Arbeit war es, die heutige Verbreitung und Anzahl der Wölfe in den Apenninen zu erfahren. Im Frühjahr und Sommer 1973 wurde eine Befragung unter der einheimischen Bevölkerung in großen Teilen des apenninischen Gebirgszuges durchgeführt. Um die Zuverläßlichkeit der so gesammelten Informationen zu überprüfen, wurde in einem ausgewählten und vorher durch die indirekte Methode bearbeiteten Gebiet eine direkte Zählung im Feld durchgeführt.

In den gesamten Apenninen wurde der Bestand auf ungefähr 100 Wölfe geschätzt. Die Verbreitung des Wolfes beschränkt sich heute auf ca. 8500 km² oder 12 % des 70 000 km² großen apenninischen Gebirgszuges. Das nördlichste Vorkommen liegt heute bei Mts. Sibillini, das südlichste bei Monti della Sila. Innerhalb dieses Gebietes ist die Verbreitung des Wolfes auf höher gelegene Gebirgsgegenden beschränkt. Dadurch ist die Gesamtpopulation aufgeteilt in kleine, voneinander isolierte Gruppen.

Die direkte Zählung in dem Maiella-Parco d'Abruzzo-Gebiet ergab, daß hier mindestens 16, vermutlich aber um die 21 Wölfe leben. Dieses Ergebnis stimmt weitgehend mit dem Ergebnis der vorher durchgeführten indirekten Zählung überein.

References

Bibikov, D. I. (1973): The wolf in the USSR. Report to the IUCN/WWF Wolf Survival Group meeting on the Wolf in Europe, Stockholm.

Mech, D. L. (1970): The Wolf. New York: Natural History Press.

Pimlott, D. H. (1967): Wolf predation and ungulate population. Am. Zoologist 7, 267—278.

Simonetta, A. M. (1968): La situazione faunistica. In: Pratesi, F., et al., Piano di riassetto del Parco Nazionale di Abrucco. Associacione Italia Nostra, Roma, 46—57.

— (1971): Piano naturalistico del Parco. Quaderno n. 2 del Parco Nazionale d'Abruzzo, 1—64.

Tassi, F. (1971): Il lupo nell'Appennino Centrale. In: Lavori della Società Italiana di Biogeografia. Nuova serie **II**, 673—696. Siena.

Authors' addresses: Dr. L. Boitani, World Wildlife Fund, Parco Nazionale d'Abruzzo, 67032 Pescasseroli, Italy; Dr. E. Zimen, Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, D-8351 Waldhäuser.

Beobachtungen zur Fortpflanzung des Gayal, *Bibos frontalis* Lambert, 1837

Von Elke Scheurmann

Aus dem Institut für Tropische Veterinärmedizin der Justus-Liebig-Universität Gießen (Direktor: Prof. Dr. H. Fischer)

Eingang des Ms. 12. 9. 1974

Einleitung

In dieser Arbeit sollen die im Rahmen des Sexual- und Mutter-Kindverhaltens ablaufenden Verhaltensweisen beim Gayal in Gefangenschaft beschrieben und einige Daten zur Geburt und Entwicklung der Jungtiere berichtet werden.

Material und Methode

Zur Beobachtung standen ab Februar 1970 folgende Tiere zur Verfügung:

Tier Nr. 1: Gayal-♂ Bubi, geb. 19. 3. 1968
Tier Nr. 2: Gayal-♀ Erna, geb. ca. 1958
Tier Nr. 3: Gayal-♀ Burmi, geb. 7. 4. 1969
Tier Nr. 4: Gayal-♂ Herkules, geb. 15. 4. 1971
Tier Nr. 5: Gayal-♀ Cosy, geb. 4. 5. 1972
Tier Nr. 6: Gayal-♀ Olympia, geb. 29. 5. 1972
Tier Nr. 7: Gayal-♀ Maya, geb. 13. 5. 1973
Tier Nr. 8: Gayal-♀ Zanda, geb. 2. 8. 1973

Die aus dem Zoologischen Garten Hannover stammenden Tiere Nr. 1, 2 und 3 wurden seit Februar 1970 einzeln in nebeneinander liegenden 10 m² großen Laufboxen mit Stroheinstreu gehalten. Die Kälber wurden bis zum Absetzen mit den ♀♀ in der Box, danach gemeinsam in einer Box gehalten. Der Herde stand ein 135 m² großer Auslauf mit einem Scheuerbaum zur Verfügung. Handelsübliches Rinderkraftfutter, für die Kälber in pelletierter Form, Heu ad lib. und zusätzlich je nach Jahreszeit Grünfutter, Zweige von einheimischen Laubbäumen, Silage, Rüben und Mineralstoffmischung wurde um 7 Uhr und 16 Uhr im Stall gegeben. Wasser und Lecksteine standen den Tieren zur freien Verfügung.

Alle Tiere wurden morgens gemeinsam in den Auslauf gelassen und dort mindestens 30 Minuten lang beobachtet. Zusätzlich wurde einmal monatlich an vier aufeinander folgenden Tagen jeweils 6 Stunden lang (1. Tag: 8—14 Uhr; 2. Tag: 14—20 Uhr; 3. Tag: 20—2 Uhr; 4. Tag: 2—8 Uhr) sowohl im Stall als auch im Auslauf beobachtet (insges. 442 Std.). Zur Brunst- und Zyklusdauerbestimmung wurden die ♀♀ vorübergehend von der Herde getrennt.

Die Paarungen und die damit in Verbindung stehenden Verhaltensweisen wurden entweder beobachtet und protokolliert oder mit einer Bolex H 16 Reflex 5 aufgenommen.

Zwei Geburten wurden direkt beobachtet, die drei anderen mittels einer über der Box fest installierten und synchron mit einem Elektronenblitzgerät alle 30 Sekunden ausgelösten Super-8-Schmalfilmkamera (Nizo S 80) mit Einzelbildautomatik aufgenommen.

Ergebnisse

1. Geschlechtsreife, Zyklusdauer, Brunstdauer und Brunsterscheinungen der ♀♀

Das Gayal-♀ Burmi wurde erstmals im Alter von 451 Tagen brünstig. Zur Berechnung der durchschnittlichen Zyklusdauer wurden insgesamt 14 Zyklen (Burmi 10,

Z. Säugetierkunde 40 (1975) 113—127

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Erna 4) berücksichtigt. Die Zyklusdauer bei den beiden ♀♀ betrug durchschnittlich 28,7 Tage. Nicht eingeschlossen blieben bei der Färse Burmi die nach dem 14. 4. 1971 unregelmäßig ablaufenden Zyklen (Tab. 1), bei denen die Brunsterscheinungen sehr schwach waren. Zählt man diese Zyklen mit, würde sich bei Burmi eine Zyklusdauer von 26,3 Tagen ergeben.

Der erste Östrus nach der Geburt eines Jungtieres tritt 21—53 Tage p.p. auf. 1970 wurde Erna 5 Tage nach dem Abort eines 11 kg schweren männlichen Fetus (SSL 56 cm) erstmals wieder brünstig, der nächste Östrus erfolgte dann nach 30 Tagen. Nach Heape (1901) beträgt die Zyklusdauer bei Gayal ca. 3 Wochen.

Tabelle 1

Brunstzyklen bei Burmi

1. Tag der Brunst	Zyklusdauer
2. 7. 1970	28 Tage
30. 7. 1970	27 Tage
26. 8. 1970	29 Tage
24. 9. 1970	25 Tage
19. 10. 1970	31 Tage
18. 11. 1970	30 Tage
18. 12. 1970	32 Tage
19. 1. 1971	30 Tage
18. 2. 1971	29 Tage
19. 3. 1971	26 Tage
14. 4. 1971	21 Tage
6. 5. 1971	7 Tage
13. 5. 1971	7 Tage
20. 5. 1971	36 Tage
25. 6. 1971	37 Tage
31. 7. 1971	gedeckt

Die Brunstdauer wurde nur anhand der äußeren Brunsterscheinungen bestimmt.

Das bei europäischen und auch Balirindern (Meijer 1962) augenfälligste Brunstsymptom, das Aufspringen der Brünstigen auf Artgenossen, fehlte bei beiden ♀♀ vollständig bis auf eine Ausnahme, bei der Erna während der ersten Brunst nach dem erwähnten Abort auf das vorjährige Kalb aufsprang. Aufsprünge von Kälbern oder nicht brünstigen ♀♀ auf die Brünstige kamen nicht vor. Die am stärksten ausgeprägten Brunstsymptome waren erhöhte Unruhe, verstärkte Leckbereitschaft, Präsentieren der Genitalregion, Ödematisierung der Vulva und Hyperämie der Scheidenvorhofschleimhaut. Eine Schleimabsonderung, wie sie vom europäischen Hausrind bekannt ist, wurde nie festgestellt. Erhöhte Vokalisation konnte nur bei Burmi vernommen werden, ein dumpfer Laut („mbaou"), der dem sogenannten „rutting call" des Bullen („iiii" nach Simoons 1968) nicht ähnelt.

Die beiden Gayal-♀♀ wurden immer während der Nacht brünstig, die Brunsterscheinungen hielten durchschnittlich 2 Tage, maximal 4 Tage an. Wurde der Bulle zugelassen, verkürzte sich die Brunst auf maximal 24 Stunden.

2. Geschlechtsreife der ♂♂

Der Bulle Bubi wurde erstmals mit 27 Monaten mit einer brünstigen Kuh zur Paarung zusammengebracht.

Herkules führte im Alter von 369 Tagen und einem Körpergewicht von 340 kg erfolgreich den Deckakt mit Nachstoß an einer Färse der schwarzbunten Niederungsrasse aus.

3. Verhalten des ♂ gegenüber den ♀♀

a. Genitalkontrolle

Brünstige Tiere werden häufiger als Nichtbrünstige kontrolliert, das Beriechen und Belecken der Genitalregion ging bei ihnen in das von Sambraus (1971) beschriebene

Belecken von Schwanzwurzel und Kruppe über. Kälber wurden nur oberflächlich ohne anschließendes Flehmen berochen. Als weitere Möglichkeit, den Zykluszustand eines ♀ festzustellen, dient dem Bullen das Harnkosten, das in der vom Rind bekannten Weise abläuft.

4. Verhaltung bei der Paarung

Es wurden insgesamt 7 Deckakte des Bullen Bubi beobachtet, 4 mit der Kuh Erna und 3 mit der Färse Burmi sowie 2 des Jungbullen Herkules mit schwarzbunten Färsen. Alle Paarungen fanden infolge der künstlichen Haltung tagsüber statt.

Der auffälligste Unterschied zum Ablauf der Paarung beim Hausrind schien das ausgeprägte Hornen während des Vorspiels zu sein, das anfangs vom ♀ ausging, welches außerhalb der Brunst nur selten freiwillig mit dem ♂ Kontakt aufnahm.

Beim Hornen bot ein Partner dem anderen die Hörner an, indem er sich frontal vor ihn stellte, den Kopf senkte und das Kinn zurücknahm; dabei kam die Stirn-Nasenlinie weit hinter die Senkrechte, und es wurde Hornkontakt aufgenommen (Abb. 1). Anschließend drückte ein Partner mit dem Hornwulst in den Nacken des anderen (Abb. 2). Das von oben nach vorne unten drückende Tier drehte den Kopf um die Längsachse, so daß sich die Hörner der beiden Tiere häufig kreuzten. Die Tiere gaben dabei jedoch den Hornkontakt nicht auf und schoben einander manchmal meterweit zurück. Sie beendeten den Hornkontakt meist, indem sie sich mit der Stirn voneinander abstießen und dabei mindestens einen Meter Abstand zwischen einander brachten.

Sie schoben aber nicht nur Stirn an Stirn, sondern auch Stirn gegen Schulter und Stirn gegen Hals, niemals jedoch führten sie Kopf- oder Hornstöße gegen den Partner aus.

Auf die Aufsprungversuche des Bullen reagierte das ♀ anfangs mit Ausweichen, indem es schnell einige Schritte vorwärts ging, den Kopf schüttelte, manchmal in Richtung auf das ♂, und dabei durch die gerümpfte Nase schnaufte, was dem von BACKHAUS (1958, 1959) beschriebenen „Mundstoßen" der Kuhantilopen und großen Kudus vergleichbar sein könnte. Die Ausweichbewegungen wurden zunehmend langsamer und weniger zahlreich; das Schnaufen und Kopfschütteln und auch das anfängliche Hintenniedergehen (Abb. 3) unterblieb bis die Kuh sich endlich decken ließ.

Das ♂ begann jeden Aufsprung, ob er nun zur Immissio führte oder nicht, mit einem Kopfauflegen auf die Kruppe der Kuh, ließ Kopf und Hals bis zur Umklammerung in Kontakt mit ihrem Rücken, senkte ihn erst dann zur Seite (Abb. 4) und hob ihn nur während des Propulsus kurz an. Nach dem Absteigen beleckte der Bulle mit anschließendem Flehmen die Vulva der Kuh, die nach einer halben Drehung mit aufgewölbtem Rücken, gespreizten Hintergliedmaßen und vom Körper weggehaltenem Schwanz für etwa 1 Minute ruhig stehen blieb und dann stoßweise etwas trüben Harn absetzte. Der Schwanz wurde während der folgenden 5 Minuten langsam bis zur Normalhaltung gesenkt.

Nach der ersten Begattung folgte eine Pause von mindestens 10 Minuten, während der die Tiere kein sichtbares Interesse aneinander zeigten. Sie nahmen erneuten Kontakt wieder durch Hornen auf. In keinem Fall wurde mehr als zweimal während einer Brunstperiode gedeckt.

Während der ersten Paarung mit Burmi unterblieb das Hornen fast völlig. Die häufigsten an dieses ♀ gerichteten Verhaltensweisen des ♂ waren Lecken und Kopfauflegen. Das ♂ folgte diesem ♀ oft bis zu acht Schritte mit auf der Kruppe aufgelegtem Kopf, bis es den Kontakt mit ihm verlor oder dieses stehen blieb. Dann folgte regelmäßig ein Aufsprungversuch oder Genitallecken.

Aufsprungversuche und -intentionen bewirkten bei deckunwilligen ♀♀ Flucht, Genitallecken jedoch Stillstehen.

Abb. 1. Hornkontaktaufnahme

Abb. 2. ♂ drückt von oben gegen Nacken des ♀

Abb. 3. Niedersetzen des ♀ bei Aufsprung des ♂



Abb. 4. Zum Propulsus führender Aufsprung

Der Aufsprung mit Propulsus wurde bei Brumi nie in vollständigem Stillstand, sondern im langsamen Gehen ausgeführt, meist machte sie während der Kopulationen noch Ausweichbewegungen. Bei ihr ließ die Libido des ♂ nach dem ersten Aufsprung mit Propulsus stärker nach als bei den Paarungen mit Erna.

Die Sexualpartner, insbesondere die Kuh, sind während der Brunst nicht unbegrenzt begattungsbereit. Die Kuh bestimmt entscheidend mit, wann und wie oft sie gedeckt wird. Zwischen den einzelnen Aufsprüngen mit Propulsus liegen längere Pausen und die Ausweichbewegungen der Kuh sind während der gleichen Brunst vor dem letzten Deckakt wesentlich heftiger als vor dem ersten. Die Aufsprungversuche ohne Umklammerung blieben quantitativ in den aufeinanderfolgenden Jahren gleich (32—33 % aller an das ♀ gerichteten Verhaltensweisen), das Kopfauflegen nahm von 51 % im Jahre 1970 auf 19 % im darauffolgenden Jahre zugunsten des Beleckens von Kruppe und Genitalregion und der jetzt erstmals auftretenden Aufsprungsintentionsbewegungen ab. Mit 5 Jahren waren die Aufsprungsintentionen — ein kurzes akzentuiertes Kopfheben über den Rücken der Kuh, das von Nichtbrünstigen durch schleunige Flucht beantwortet wurde — feste Bestandteile des Sexualverhaltens und wurden z. T. von einem kurzen Brummen begleitet.

5. Trächtigkeitsdauer und Geburt

Die Tragzeit betrug 293—303 Tage (Tab. 2) und war damit immer länger als in der Literatur beschrieben (Kühn 1881; Brehm 1916).

Die Euteranbildung begann etwa 2 Monate, die Ödematisierung der Vulva und Erschlaffung der Beckenbänder schon etwa 1 Monat bis 1 Woche vor der Geburt. Am deutlichsten wies eine starke Leckbereitschaft und sporadische Futterverweigerung auf das bevorstehende Ende der Trächtigkeit hin. Eine Geburt fand morgens zwischen 4 und 5 Uhr statt, die anderen um 4.42, 10.30, 13.12 und 16.55 Uhr.

Die Tiere wechselten am Tage der Geburt viel häufiger als sonst zwischen Stehen und Liegen als an anderen Tagen (Abb. 5).

Wann die Eröffnungphase begann, ließ sich nicht sicher bestimmen, denn in der Anwesenheit von Menschen stellten die Tiere manchmal vorübergehend ihre Wehen-

Tabelle 2

Name des Kalbes	Geschlecht des Kalbes	Anzahl der Geburten der Kuh	Tragzeit in Tagen	Geburtsgewicht des Kalbes in kg	Färbung des Neugeborenen	Färbung des 9 Monate alten Kalbes
Herkules	♂	8	300	33,0	rotbraun Aalstrich	dunkelgraubraun 4 weiße Füße
Cosy	♀	9	296	24,0	rotbraun Aalstrich Stern	dunkelgraubraun 4 weiße Füße Stern
Maya	♀	10	293	26,5	rotbraun Aalstrich	dunkelgraubraun 4 weiße Füße
Olympia	♀	1	303	19,5	fahlrotbraun schwacher Aalstrich	hellgraubraun 4 weiße Füße
Zanda	♀	2	299	22,4	schiefergrau	schiefergrau 4 weiße Füße

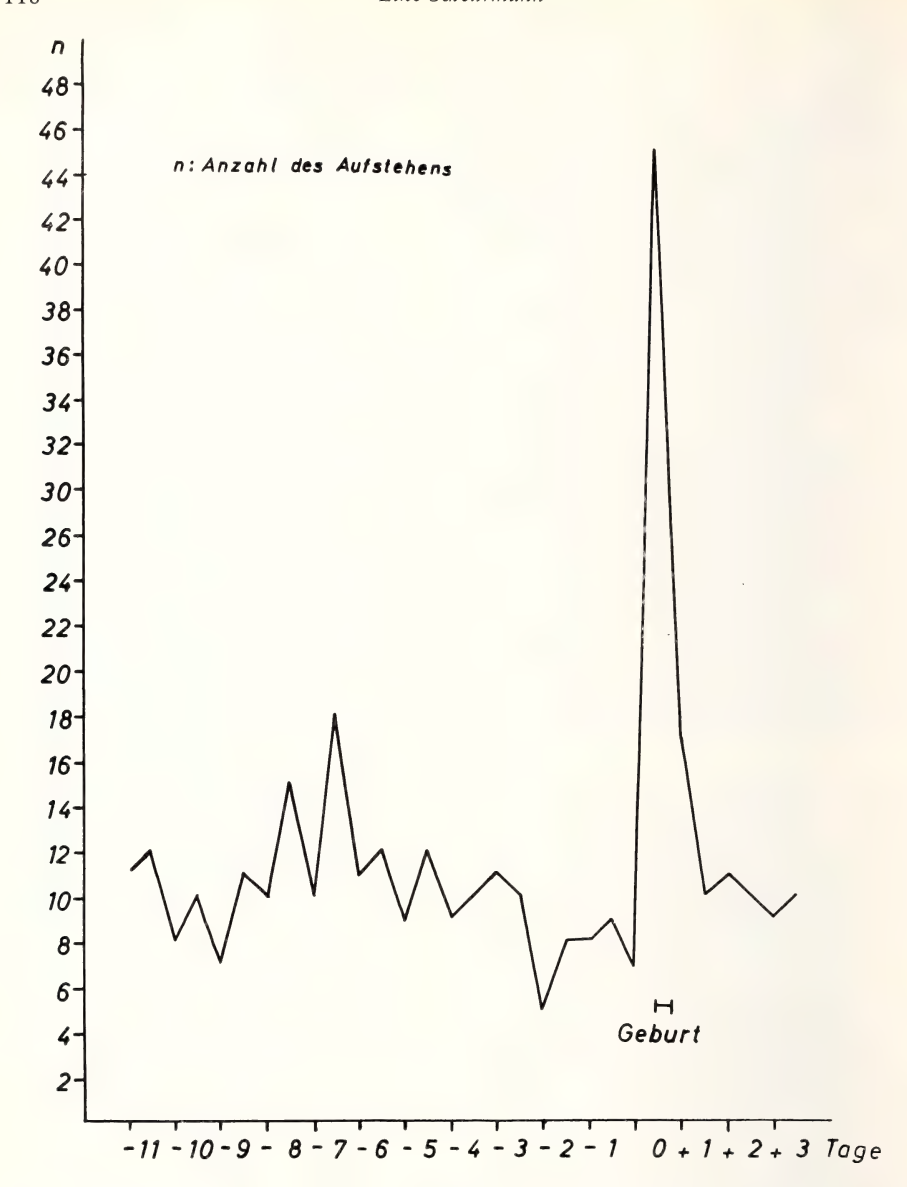


Abb. 5.
Häufigkeit des Aufstehens in 24 Stunden bei der Kuh Erna vor, während und nach der Geburt

tätigkeit ein und vom Film her lassen sich nur begrenzte Aussagen machen. Die ersten Wehen waren 6 Stunden vor Beginn der Austreibungsphase zu erkennen. Während der Eröffnungswehen krümmten die Tiere den Schwanz aufwärts, traten stampfend vor und zurück und rieben dabei manchmal den Zwischenhornkamm an der Boxenabgrenzung.

Die Dauer der Austreibungsphase betrug bei der erstgebärenden Burmi 2 Stunden und 25 Minuten, bei den anderen Geburten 29—36 Minuten. Diese Zeit erscheint im Verhältnis zum Rind mit günstigenfalls $1^1/_2$ Stunden (Baier und Schaetz 1972) und Wisent ($1^1/_2$—$2^1/_2$ Stunden nach Slijper 1960) sehr kurz.

Während der Preßwehen legten sich die Kühe weit zur Seite, ganz im Gegensatz zum sonstigen Ruheverhalten. Bei beiden ♀♀ erschien erst das Allantochorion in der Vulva, das nach kurzer Zeit platzte. Die Allantoisflüssigkeit wurde aufgenommen. Danach folgte eine bis zu 21 Minuten dauernde Wehenpause, bevor die Amnionblase sichtbar wurde. Das Amnion ist wahrscheinlich beim Gayal im Verhältnis zum Hausrind sehr zäh, denn es riß erst, als das Kalb schon mit den Schultern durchgetreten war. Die Kälber wurden in oberer Stellung, Vorderendlage und gestreckter Haltung, fast vollständig von Fruchthüllen umgeben, geboren. Die beobachteten Geburten wurden im Liegen beendet.

Bei der Geburt des Kalbes wurden große Teile der Nachgeburt mit ausgestoßen, so daß sie hinter den Kühen im Stroh schleifte und sich manchmal um ihre Hintergliedmaßen wickelte. Erna nahm im Stehen das am Boden schleifende Ende auf und begann so die noch nicht abgegangene Plazenta zu verzehren (Abb. 6). Es war ihr jedoch nicht möglich, wie das Rothirsch-♀ den Kopf so weit nach hinten zu wenden, daß sie die Plazenta dicht an der Vulva abbeißen oder ganz herausziehen konnte (NAAKTGEBOREN 1966). Die Plazenta ging in den vier beobachteten Fällen immer im Liegen ab, 6 Stunden, 3 Stunden und 10 Min., 1 Stunde und 55 Min. und 1 Stunde und 20 Min. p. p.

Diese Werte liegen an der unteren für das Hausrind beschriebenen Grenze, sind aber durchaus mit denen des asiatischen Büffels vergleichbar (ROY und LUKTUKE 1962).

Erna erhob sich sofort und beleckte die Nachgeburt, zog sie mit der Zunge in den Mund und begann sie dann unter Zähneknirschen an einem Stück zu verzehren. Zum Schluß beleckte sie sich Nasenspiegel und Nasenlöcher und nahm das mit der Nachgeburt in Berührung gekommene Stroh auf. Das Verzehren der Nachgeburt dauerte bei Erna 13 Minuten, 10,5 Minuten und 11,5 Minuten.

Bei Burmi wurde die Nachgeburt jedesmal sofort aus der Box entfernt und ihr vorgehalten. Sie begann sie ohne Zögern zu belecken und in den Mund zu ziehen. Das Verzehren wurde ihr jedoch nicht gestattet. Erna, obwohl ihre eigenen Kälber schon jeweils 25 Tage und im darauffolgenden Jahr 81 Tage alt waren, beleckte ebenfalls die vorgehaltene Nachgeburt und versuchte sie aufzuessen.

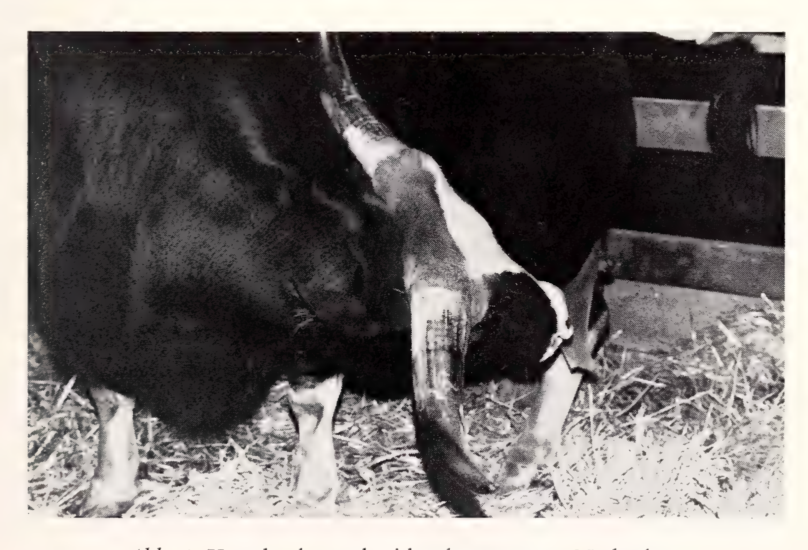


Abb. 6. Verzehr der noch nicht abgegangenen Nachgeburt

Die von HALDER und SCHENKEL (1972) beschriebene und für das „Riechgähnen“ typische Reaktionsfolge Beriechen und Belecken der Plazenta, Nüsternlecken und Gähnen konnten dabei vollständig beobachtet werden. Beide ♀♀ zeigten jedoch nach Beriechen und Belecken von mit Fruchtwasser kontaminiertem Stroh vor dem Gähnen zusätzlich ein schwaches Flehmen. Mehrmalig aufeinanderfolgendes Gähnen, möglicherweise auf Ermüdung zurückzuführen, konnte bei beiden ♀♀ während der ersten zwei Stunden nach der Geburt, bei Burmi auch während der Geburt beobachtet werden.

Daß Erna die Nachgeburt des anderen ♀ noch 25 bzw. 81 Tage nach der Geburt ihres eigenen Kalbes aufzuessen begann, ist recht außergewöhnlich, zumal BRUMMER (1972) bei europäischen Rindern ein Belecken der Nachgeburt fremder Kühe nur während der ersten drei Tage post partum feststellen konnte.

6. Die Nachgeburt

Die Plazenta der Primipara Burmi wurde nicht gewogen, sondern es wurden nur die Kotyledonen gezählt und gemessen. Die insgesamt 81 Kotyledonen wurden, wie von ROY und LUKTUKE (1962) für die Plazenta des Murrah-Büffels beschrieben, nach der Größe in drei Gruppen eingeteilt (Tab. 3).

Tabelle 3

Einteilung der Kotyledonen nach ihrer Größe in Gruppen

	Große Kotyledonen (über 5 cm Durchmesser)	Mittlere Kotyledonen (2,5—5 cm Durchmesser)	Kleine Kotyledonen (unter 2,5 cm Durchmesser)
Anzahl	36	26	19
% der Gesamtzahl	44,4	32,1	23,5
Größe in cm^2	58,5 ± 32,43	13,99 ± 7,79	1,7 ± 1,39

Die Gesamtfläche der Kotyledonen betrug 2502 cm^2. Sowohl makroskopisch als auch mikroskopisch und in bezug auf die Anzahl und Größe der Kotyledonen wurden keine Unterschiede zum europäischen Rind festgestellt.

7. Mutter-Kindverhalten

Beide Mütter drehten sich nach Beendigung der Austreibungsphase sogleich nach den Neugeborenen um und begannen sie von Eihautteilen zu befreien. Burmi fügte dabei ihrem zweiten Kalb mit den Schneidezähnen oberhalb der Afterklauen einer Hintergließmaße eine Bißverletzung zu, worauf das Neugeborene noch im Liegen mit heftigem Ausschlagen reagierte. Die Kühe kürzten den Nabel immer von zuerst etwa 30 cm durch Abbeißen und Belecken auf ca. 15 cm.

Das intensive mütterliche Lecken, das von fortwährendem Kontaktbrummen begleitet wurde, induzierte beim Kalb Aufstehversuche, die 20 bis 25 Minuten p. p. zum Erfolg führten. Bei der sofort begonnenen und wie beim europäischen Rind ablaufenden Eutersuche (SCHEURMANN 1974) fanden die Kälber 8 bis 45 Minuten nach dem ersten Stehen das Euter, meist zuerst eine der vorderen Zitzen. Die Eutersuche verkürzte sich bis zum 4. Saugen auf höchstens eine halbe Minute. Die erste Säugeperiode dauerte nur wenige Sekunden, da die Kälber unsicher standen und die

Mutter sie vehement beleckte. Während des Saugens, das innerhalb der ersten 3 Stunden bis zu 6mal erfolgte, standen die Kälber im spitzen Winkel verkehrtparallel zur Körperachse der Mutter und mit dem Rücken an ihren Bauch gelehnt. Dieses Anlehnen gaben sie mit zunehmendem Alter auf. Im Alter von mehr als sechs Monaten besaugten sie das Euter auch zwischen den Hintergliedmaßen hindurch. Sobald sie während der ersten Eutersuche die Euterregion der Kuh erreichten, wendete diese den Kopf zu ihnen um und beleckte unter fortwährendem Kontaktbrummen ihre Anogenitalregion von unten nach oben. Beim dadurch ausgelösten Kotabsatz wurden die Kotpillen verzehrt, ohne daß eine zu Boden fiel. Das Anogenitallecken erfolgte bis 8 Tage p. p. regelmäßig, die Kälber setzten dann aber nur noch selten Kot, häufiger Harn ab, der großenteils aufgenommen wurde. Die harnkontaminierte Streu wurde anschließend verzehrt. Das Präputium des männlichen Kalbes wurde von der Seite her beleckt, nicht aber in den Mund genommen, wie es Hediger (1954) bei der Hirschkuh beschreibt. Nach dem Harnverzehr flehmten die ♀♀ regelmäßig.

Während der ersten 3 Monate fanden 4—6, mit 6 Monaten nur noch 2—3 und mit 9 Monaten nur noch 1—2 Säugeperioden täglich statt. Alle Kälber besaugten zunehmend die Vorderviertel des Euters, was zu einer nahezu vollständigen Rückbildung der beiden Hinterviertel 6 Monate p. p. führte.

Auf eine Säugeperiode folgte nach ausführlichem Belecken durch die Mutter und einer kurzen Spielphase in der Regel eine Ruheperiode der Kälber. Die Kühe setzten die Komforthandlungen an den liegenden Tieren fort und rieben manchmal den Kopf so lange an ihnen, bis diese wieder aufstanden oder flach auf die Seite geworfen wurden. Kälber, die zur gewohnten Säugezeit in Saugstellung neben der Kuh standen und nicht zu saugen begannen, wurden nicht mit der Nase zum Euter geschoben, sondern die Kuh ging um das Kalb herum und stellte sich selbst in Säugeposition verkehrtparallel neben das Kalb. Eine verschärfte Saugaufforderung in Form von kurzen Schlägen mit der unteren Kurvatur des Hornes auf den Rücken des Jungtieres erfolgte nur in zwei Fällen und wurde sofort vom Kalb durch den Beginn des Saugens beantwortet.

Beide Kühe verließen erst 5 Tage p. p. freiwillig ihre Boxen und nahmen dann zusammen mit den Kälbern Kontakt mit den Herdengenossen auf. Es war nicht möglich, die Kälber vorher ohne Gewalt abzutrennen oder zum Verlassen der Box und zum Nachfolgen zu bewegen.

Alle Kälber verbrachten während der ersten 4 Lebenswochen den größten Teil des Tages im Liegen, meist in einer Boxenecke, am Kopfpol der liegenden Mutter oder draußen im hohen Gras, unter Büschen oder Bäumen. Wenn sie sich aus dem Auslauf entfernten und einen Liegeplatz unter Büschen und Bäumen aufsuchten, waren die Kühe nicht merklich beunruhigt, hielten sich aber immer an der dem Liegeplatz des Kalbes zugewendeten Seite des Auslaufes auf. Die Kälber schlossen sich eng aneinander an, wobei das älteste Art und Tempo jeder gemeinsamen Handlung bestimmte. Besonders häufig waren Fluchtspiele, an denen sich auch die Kühe für kurze Zeit beteiligen konnten, und Hornen untereinander oder mit den Erwachsenen.

Die Verständigung zwischen Mutter und Kalb erfolgte zum Teil akustisch durch einen in kurzen Abständen wiederholten leisen Brummton seitens der Mutter und ein ähnlich leises, jedoch längergezogenes und nur selten wiederholtes Kontaktbrummen der Kälber.

Die Kälber entzogen sich nach dem 5. Lebenstag jedem Versuch, sie zu fangen, durch Flucht zur Mutter, hinter der sie sich versteckten. Innerhalb der Box verteidigten beide Kühe ihre Kälber durch Hornschläge oder Frontalangriff gegen den Eindringling.

Vernahmen die Erwachsenen den langgezogenen Hilfeschrei der Kälber beim Festhalten während des Wiegens, versuchten sie aus der Box auszubrechen und das Kalb zu verteidigen.

8. Entwicklung der Kälber

Die Geburtsgewichte der in Gießen geborenen Kälber, ihre Farbe zum Zeitpunkt der Geburt und im Alter von 9 Monaten sind aus Tabelle 2 zu ersehen. Die Gliedmaßen und Ohrinnenflächen der rotbraun gefärbten Neugeborenen waren weiß, die Außenseiten der Ohren und Beine hellrotbraun, der Bauch hellbeige. Nasenspiegel und Zungenoberfläche aller Kälber waren schiefergrau und die Hornanlagen als nicht verschiebbare, etwa groschengroße, flache, haarlose Beulen fühlbar (Abb. 7).



Abb. 7. Neugeborenes Gayal-Kalb in typischer Ruhelage

Die 6 Milchschneidezähne waren durchgebrochen, die Milcheckzähne noch nicht. Die rotbraunen Kälber begannen sich im Alter von ca. 6 Wochen nach Dunkelgraubraun umzufärben. Die Gliedmaßenspitzen wurden dann distal von der Mitte des Karpal- oder Tarsalgelenkes allmählich heller, so daß bei 3 Monate alten Kälbern an dieser Stelle ein deutlicher Absatz zwischen weiß und dunkel zu sehen war. Das fahlbraune Kalb färbte sich über hellschiefergrau nach dunkelgraubraun um, das schiefergrau geborene bekam nun weiße Füße. Die Kälber begannen mit 8 Tagen an Stroh und Gras zu lecken und zu kauen; nahmen aber in nennenswertem Umfang erst mit 3 bis 4 Monaten Gras und Laub, Kraftfutter erst mit 3 bis 6 Monaten auf. Olympia fraß wohl wegen ungenügender Versorgung mit Muttermilch schon im Alter von 3 Wochen Heu.

Über die Gewichtsentwicklung gibt Abb. 8 Auskunft. Olympia mit dem absolut niedrigsten Geburtsgewicht zeigte eine wesentlich flachere Gewichtszunahmekurve als alle anderen Kälber. Der Eindruck einer verzögerten Entwicklung wurde bei diesem Tier durch eine ebenfalls verlangsamte sexuelle Reifung verstärkt, denn sie zeigte mit 22 Monaten noch keinerlei Brunsterscheinungen, so daß vermutet werden kann, daß für das Einsetzen der Fortpflanzungstätigkeit neben einem Mindestalter auch ein bestimmtes Körpergewicht erforderlich ist.



Abb. 8. Gewichtsentwicklung der Gayalkälber

Diskussion

Die hier berichteten Ergebnisse sind leider unvollständig, da es unmöglich war, „Normalverhalten“ zu beobachten und gleichzeitig eine tägliche Zykluskontrolle vorzunehmen oder Mutter-Kindverhalten gleichzeitig mit der Milchleistung zu untersuchen. Schlußfolgerungen sind also nur begrenzt möglich.

Sicher ist jedoch, daß beim männlichen Gayal trotz nachgewiesener Fortpflanzungsfähigkeit im Alter von einem Jahr die Reifung des Sexualverhaltens mit 2½ Jahren noch nicht abgeschlossen ist. Dafür spricht die bessere Orientierung der Aufsprünge an der Kuh mit zunehmendem Alter und das vermehrte Auftreten von Aufsprungintentionen. Das Hornen mit dem ♀ Erna während des Paarungsvorspiels ist möglicherweise als Rangauseinandersetzung zu interpretieren, da das ♀ bei der ersten Paarung mit dem ♂ Bubi um 100 kg schwerer war und in der Rangfolge über ihm stand. Daß sich alte Kühe von jungen ♂♂ oft nicht decken lassen, ist von europäischen Rindern bekannt, und nach Sambraus (1971) führen Jungbullen sogar seltener Genitalkontrollen an ranghöheren als an rangniedrigeren Kühen durch.

Tatsächlich wurde während der Paarung Bubi x Erna 1970 die Rangfolge verändert, und Bubi war nach der Paarung dominant über beide ♀♀. Möglicherweise nimmt jedoch das Hornen im Paarungsverhalten wirklich einen festen Platz ein. Hinweise darauf könnte die stetige Wiederholung des Hornens bei jeder erneuten Kontaktaufnahme nach einem Deckakt sein und die Tatsache, daß das Hornen immer von Erna, dem Tier mit den am deutlichsten ausgeprägten Verhaltensweisen, ausging.

Die Zyklusdauer der ♀♀ von 28,7 Tagen sowie die Trächtigkeitsdauer von über 290 Tagen könnte als Familieneigentümlichkeit interpretiert werden, jedoch liegt eine Angabe aus Burma über eine Gayalträchtigkeit von 331 Tagen vor (Fischer, pers. Mitt. 1973).

Die Geburten gehen im Vergleich zum europäischen Rind etwas leichter vonstatten, ihre Dauer liegt trotz der Stallhaltung an der unteren für das Rind beschriebenen Grenze.

Das Anogenitallecken als Bestandteil des Mutter-Kindverhaltens ist unter Wiederkäuern verbreitet. Kotfressen und Harntrinken kommen beim Rothirsch (Naaktgeboren 1966), bei Cerviden und Elenantilopen (Altmann 1969) und bei Dorcasgazellen vor (Walther 1966), und Hünermund (1969) erwähnt Harntrinken, aber nicht Kotfressen beim Zeburind.

Ein Intensitätsverlust des Anogenitalleckens in Richtung einer Analkontrolle (Schloeth 1958) ist beim Gayal mit zunehmendem Alter des Kalbes zu erkennen. Die Analkontrolle ist also als angedeutetes Anogenitallecken zu verstehen. Es ist bei manchen europäischen Rinderrassen nur in dieser schwachen Intensität festzustellen und darf nicht als Saugaufforderung mißverstanden werden. Die Bedeutung des Anogenitalleckens ist sicherlich in einer Massage der Inguinalgegend und damit der Förderung einer Entleerung von Darm und Blase zu einem Zeitpunkt, den die Mutter bestimmt, zu sehen. Bei den „strengen" Abliegern findet man die Anogenitalpflege und die Säuberung des Geburtsortes durch das Muttertier viel stärker ausgeprägt als bei „schwachen" Abliegern wie Rindern. Sie dient ebenso wie der Verzehr der Plazenta dazu, den Ort der Geburt und später den Liegeplatz des Kalbes möglichst geruchlos und frei von Fliegen zu halten und erscheint nur sinnvoll, wenn sich Kuh und Kalb wenigstens einige Zeit nach der Geburt an ein und demselben Ort aufhalten. Das Gayalkalb sollte, wie das Kalb des Hausrindes, aus folgenden Gründen zu den Abliegejungen gerechnet werden:

1. Die Mutter führt in den ersten Lebenstagen Anogenitallecken sowie Kot- und Harnverzehr aus.
2. Die Kälber sind in den ersten Tagen außerhalb der Säugeperiode nur wenig aktiv.
3. Sie folgen der Mutter während der ersten Tage nicht und in den ersten 4 Wochen nur selten.
4. Sie suchen sich selbständig Liegeplätze aus, die sie zum Saugen verlassen. Nach einer Säugeperiode gehen sie, wie die Kälber des europäischen Hausrindes (Scheurmann 1974b) in den meisten Fällen an den gleichen Liegeplatz zurück.

5. Die Kühe kümmern sich außerhalb der Säugezeiten nicht um ihre Kälber, obwohl sie deren Liegeplatz genau kennen.
6. Die Kälber lassen sich, wie europäische Kälber auf dem Liegeplatz während der ersten 5 Lebenstage vom Menschen anfassen, ohne aufzustehen. Erst bei lauten Geräuschen, gewaltsamem Festhalten oder Zufügen von Schmerz springen sie auf.

Aus der Farbe des Haarkleides bei der Geburt eine „Reinrassigkeit" der Gayalkälber abzuleiten, scheint nicht berechtigt (ANTONIUS 1932), denn sowohl beim Gaur als auch beim Gayal kommen schiefergraue (ANTONIUS 1932) und rotbraune (ULLRICH 1968) Jungtiere vor. Erna brachte sowohl rotbraune als auch schiefergraue Kälber vom gleichen Vater zur Welt.

Im Unterschied zu den europäischen Kälbern werden die Gayalkälber ohne Eckzähne geboren. Ein zum Vergleich untersuchtes normales neugeborenes Bantengkalb[1] hatte sowohl im Unter- als auch im Oberkiefer keinen einzigen durchgebrochenen Zahn, weder Backen-, noch Eck- oder Schneidezähne. Fühlbar waren lediglich Backenzähne und 6 Schneidezähne, noch nicht dagegen die beiden Eckzähne.

Zahnlos werden nach eigenen Beobachtungen auch die hochgezüchteten indischen Murrahbüffel- sowie bulgarische Büffelkälber (PETKOFF 1928) geboren, die ursprünglicheren indonesischen Sumpfbüffelkälber aber mit 2 (SINDUREDJO 1952) oder gar mit 4 Schneidezähnen (WILLIAMSON und PAYNE 1965). Auch bei den europäischen Rindern ist die Bezahnung je nach Rasse zur Zeit der Geburt unterschiedlich entwickelt, so daß dieses Merkmal zur Beurteilung des Domestikationsgrades beim Gayal nicht herangezogen werden kann.

Eine „Hypersexualisierung" als Domestikationsfolge scheint mir beim Gayal nicht vorzuliegen, denn es wurden niemals Aufsprünge der brünstigen ♀♀ auf das ♂ beobachtet oder solche des ♂ auf nichtbrünstige ♀♀ oder der Kälber auf Artgenossen.

Aus einer jahreszeitlichen Häufung der Geburten auf zeitlich begrenzte Fruchtbarkeit zu schließen, scheint mir bei Rindern ebenso wenig berechtigt zu sein, wie aus einer gleichmäßigen Geburtenverteilung über das ganze Jahr eine domestikationsbedingte Hypersexualisierung zu folgern, denn sowohl die Gayal-♀♀ als auch europäische Hausrind-♀♀ zeigen das ganze Jahr über in regelmäßigen Abständen Brunsterscheinungen — das würde für eine Veränderung im Sexualrhythmus gegenüber der Wildart sprechen (HERRE und RÖHRS 1973) —, setzen aber ihre Kälber, wenn der Mensch nicht in das Fortpflanzungsgeschehen eingreift, vorwiegend im Frühjahr (vergl. Abschnitt Material und Methode und ZUCKERMAN 1952). Untersuchungen darüber, ob das ♀ während jeder Brunst konzeptionsfähig und das ♂ jederzeit begattungsfähig ist sowie Vergleichsuntersuchungen am Gaur erscheinen mir für eine Bestimmung des Domestikationsgrades beim Gayal nach Merkmalen aus dem Bereich der Fortpflanzung notwendig.

Zusammenfassung

Einige mit der Fortpflanzung in Verbindung stehende Vorgänge einschließlich Paarungs- und Mutter-Kindverhalten wurden bei 2,6 Gayalen *(Bibos frontalis)* untersucht. Die erste Brunst tritt mit ca. 15 Monaten auf. Die Zyklusdauer beträgt 28,7 Tage, die Brunstdauer 24 Stunden bis 4 Tage. 21 bis 53 Tage p. p. werden die ♀♀ erstmals wieder brünstig. Die ♂♂ sind mit einem Jahr und einem Körpergewicht von 340 kg zeugungsfähig, aber ihr Verhalten ist mit 27 Monaten noch nicht voll ausgereift. Die vom ♂ an das ♀ gerichteten Verhaltensweisen sind ähnlich wie beim europäischen Rind. Die Tragzeit beträgt 293 bis 303 Tage, die Austreibungsphase bei der Geburt 36 Minuten bis 2 Stunden 25 Minuten. Die Nachgeburt wird verzehrt. Die Kälber wiegen 19,5 bis 33 kg, stehen 23 bis 25 Min. p.p. und saugen 8 bis 45 Min. nach dem ersten Aufstehen zum ersten Mal. Nach Analyse des Mutter-Kind-Verhaltens werden die Gayal-Kälber als Abliegejunge eingestuft. Über Domestikationseinflüsse auf

[1] An dieser Stelle möchte ich dem Frankfurter Zoo für die Erlaubnis, das Bantengkalb zu untersuchen, herzlich danken.

das Sexual- und Mutter-Kindverhalten sowie auf den weiblichen Zyklus und das Alter bei der Pubertät können ohne Vergleichsuntersuchungen an Gauren unter vergleichbaren Bedingungen und an Gayalen im natürlichen Biotop keine Aussagen gemacht werden.

Summary

Observations on reproduction of the Gayal, Bibos frontalis Lambert, 1837

Some reproductive processes including sexual and maternal behaviour were observed in 2,6 Gayals *(Bibos frontalis)*. The first oestrus appears at about 15 months of age. The oestrus cycle lasts 28,7 days, the duration of oestrus 24 hours to 4 days. The oestrus phenomena are similar to those of European cattle except the almost complete absence of mounting behaviour in the ♀. The ♀♀ first return to oestrus at 21—53 days post partum. ♂♂ are able to reproduce at one year of age, but their behaviour is not yet fully mature at the age of 27 months. The behavioral indication which is directed from a ♂ toward a ♀ are: Sniffing of the genital region, urine testing, and in addition to it in case of oestrus licking of the genital and other body regions, chin resting, intention to mount, attempt to mount and mounting with and without propulsus. Gestation period lasts 293—303 days, the stage of expulsion at parturition 36 minutes to 2 hours 25 minutes. The birth weight is 19.5—33 kg. The calves reach standing position 23—50 minutes after parturition; teat seeking began 8—46 Minutes after first standing. On the first days the cows lick calves at the anogenital region during suckling and eat the calves urine and feces.

The calves suck at a sharp angle to the cow 4—6 times daily during the first months and only once to twice daily at the age of 9 months. A suckling period lasts to a maximum of 8 minutes. The cow first voluntarily abandons the place of parturition on the 5th day post partum. Calves search for their separate lying places, to where they return after a suckling period. According to analysis of the maternal behaviour the Gayal calves are classified as remote-kept young.

About the influence of domestication upon sexual and maternal behaviour as well as upon the female cycle and the age at puberty no evidence can be presented without comparative studies on Gaurs *(Bibos gaurus)* under comparable conditions and on Gayals in natural environment.

Literatur

Altmann, Dagmar (1969): Harnen und Koten bei Säugetieren. Neue Brehm-Bücherei. Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen.

Antonius, O. (1932): Beobachtungen an Rindern in Schönbrunn. II. Banteng, Gaur, Gayal. Zool. Garten (Leipzig) **5**, 178—191

Backhaus, D. (1958): Beitrag zur Ethologie der Paarung einiger Antilopen. Zuchthygiene **2**, 281—293.

— (1959): Beobachtungen über das Freileben von Lelwel-Kuhantilopen (*Alcelaphus buselaphus lelwel* Heuglin, 1877) und Gelegenheitsbeobachtungen an Sennar-Pferdeantilopen (*Hippotragus equinus bakeri* Heuglin 1863). Z. Säugetierkunde **24**, 1—34.

Baier, W.; Schaetz, F. (1972): Tierärztliche Geburtskunde. Stuttgart: F. Enke.

Brehms Tierleben (1916): **13**, pp 330—333, 4. Aufl. Leipzig und Wien: Bibliographisches Institut.

Brummer, H. (1972): Zur Plazentophagie beim Rind. Berl. Münch. Tierärztl. Wschr. **85**, *195* bis 197.

Fischer, H. (1969): Die Chromosomensätze des Balirindes *(Bibos Banteng)* und des Gayal *(Bibos frontalis)*. Z. Tierzüchtg. Züchtungsbiol. **86**, 52—57.

— (1973): Pers. Mitt.

Gray, A. (1971): Mammalian Hybrids. Commonwealth Agriculture Bureaux Farnham, Royal, Slough, England.

Halder, U.; Schenkel, R. (1972): Das Riech-Gähnen bei Rindern (Bovinae). Z. Säugetierkunde **37**, 232—245.

Heape, W. (1901): The "Sexual Season" of Mammals and the Relation of the "Prooestrum" to Menstruation. Quart. J. Microscopical Sci. **44**, 1—70.

Hediger, H. (1954): Skizzen zu einer Tierpsychologie in Zoo und Zirkus. Zürich: Büchergilde Gutenberg.

— (1958): Gayal und Balirind. In: Kleine Tropenzoologie. Acta Tropica-Suppl. **1**, 109—110.

Herre, W.; Röhrs, M. (1973): Haustiere — Zoologisch gesehen. Stuttgart: Gustav Fischer.

Hünermund, G. (1969): Das individuelle und soziale Verhalten von Rindern in Südwestafrika. Eine ethologische Studie. Vet. med. Diss. Gießen.

Kühn, J. (1881): Geburt eines Gayal und eines Gayalbastardes. Zoolog. Garten Frankfurt **22,** 350.

Meijer, W. C. P. (1962): Das Balirind. Wittenberg: A. Ziemsen.

Naaktgeboren, C. (1966): *Cervus elaphus* (Cervidae), Geburt. Encyclopaedia cinematographica. (ed. G. Wolf), E 1114/1966.

Petkoff, A. A. (1928): Wachstum und Entwicklung der Schneidezähne beim Büffel und Altersbestimmung danach. Jb. Vet. med. Fak. Sofia **4,** 181—206.

Roy, D. J.; Luktuke, S. N. (1962): Studies on Parturition in Buffaloes. Ind. J. Vet. Sci. **32,** 152—163.

Sambraus, H. H. (1971): Das Sexualverhalten des Hausrindes, speziell des Stieres. Beiheft 6 zur Z. Tierpsych. Berlin und Hamburg: Paul Parey.

Scheurmann, Elke (1974 a): Ursachen und Beseitigung des gegenseitigen Besaugens bei Kälbern. Tierärztliche Praxis **2,** 389—394.

— (1974 b): Untersuchungen über Aktivität und Ruheverhalten bei neugeborenen Kälbern. Zuchthyg. **9,** 58—68.

Schloeth, R. (1958): Über die Mutter-Kind-Beziehungen beim halbwilden Camargue-Rind. Säugetierkdl. Mitt. **6,** 145—150.

Simoons, F. G. (1968): A Ceremonial Ox of India. Madison, Wisconsin: University of Wisconsin Press.

Sinduredjo, S. (1952): Kerbau, dan penelinaraannja. Djakarta: Jajasan Pempangunan.

Slijper, E. J. (1960): Die Geburt der Säugetiere. In: Handb. der Zoologie VIII, 9, (9), 1—108. Berlin: de Gruyter & Co.

Ullrich, W. (1968): Feststellungen über das Verhalten des Gaur *(Bos gaurus gaurus)* in den Reservaten von Bandipur und Mudumalai in Südindien. Zool. Garten (Leipzig) **36,** 80—89.

Walther, F. (1966): Mit Horn und Huf. Berlin und Hamburg: Paul Parey.

Williamson, G.; Payne, W. J. A. (1965): An Introduction to Animal Husbandry in the Tropics. 2nd ed. London: Longmans, Green and Co. Ltd.

Wünschmann, A. (1968): Die Rinder. In: Grzimeks Tierleben. **13,** 368—431.

Zuckerman, S. (1952): The breeding Seasons of Mammals in Captivity. Proc. of the Zool. Soc. London, **122,** 827.

Anschrift der Verfasserin: Doz. Dr. Elke Scheurmann, Institut für Tropische Veterinärmedizin, D – 6300 Gießen, Wilhelmstraße 15

SCHRIFTENSCHAU

HATLAPA, H.-H. M.; REUSS, H. (Hrsg.): **Wild in Gehegen.** Haltung, Ernährung, Pflege, Wildnarkose. Unter Mitarb. v. J. BRÜGGEMANN; U. DRESCHER-KADEN, München; E. ERIKSEN, Kopenhagen; R. FRITSCH, München; W. JAHN-DREESBACH, Gießen; E. KUTZEN, Wien; H. TOMICZEK, Wien; K. ZEEB, Freiburg in Br. Hamburg u. Berlin: Paul Parey 1974. 123 S., 73 Abb., 12 Tab., Gln. 42,– DM.

Wildgehege und Safariparks zu gründen, ist heute modern und scheint wirtschaftlich ertragreich. Säugetierforscher und Naturschützer sehen diese Entwicklung mit kritischer Distanz und legen vielfältige Fragen über Berechtigung und Organisation solcher Einrichtungen vor; Grundfragen artgemäßer Haltung, nach dem neuen deutschen Tierschutzgesetz zwingend vorgeschrieben, bieten oft Anlaß zu Beanstandungen. Bei dieser zwiespältigen Sachlage ist es grundsätzlich zu begrüßen, daß ein Buch erscheint, welches anleiten will, Wildgehege einigermaßen sachgerecht anzulegen und damit Kritik auszuräumen.

Der erste Teil des Buches ist überschrieben: Gehege als Repräsentanten von Lebensräumen. In knappen Einführungskapiteln werden Grundfragen der Berechtigung von Gehegen sowie die Wildtierhaltung als ökologisch-ethologisches Problem dargelegt. Die weiteren Abschnitte enthalten vorwiegend Hinweise für Verkehrssicherung, Steuern, Fachverbände, Gütezeichen und technische Einzelheiten. Es ist schade, daß ein Katalog für die Haltungsbedingungen der verschiedenen Wildarten, Hinweise auf die Notwendigkeit von Ausweichgehegen auch für unterlegene männliche Tiere in der Brunstzeit, auf die natürliche Ausstattung vermißt werden. Der Säugetierforscher wundert sich auch, daß echte Haustiere, wie schottisches Hochlandrind oder Shetlandpony, unter Wild gerechnet, daß so bedrohte Arten wie Barasingha zur Gehegehaltung empfohlen, daß die als Unterarten angeführten Sikahirsche als Arten bezeichnet werden oder daß das Guanaco als Gehegetier für Wildgehege genannt wird. Die knappen biologischen Hinweise lassen bei verschiedenen Arten Zweifel aufkommen, ob das für eine artgemäße Haltung notwendige Grundwissen vorhanden ist.

Im zweiten Teil wird die Ernährung von Huftieren unter dem aufgeführten „Wild" in Gehegen vielseitig und kritisch erörtert; Richtlinien für prophylaktische und therapeutische Maßnahmen sind zu finden.

Im dritten Teil ist die Handhabung des Wildes — wieder im wesentlichen von Cervidera — dargestellt. Die heute in vielen Teilen der Erde praktizierten Immobilisationsverfahren werden unter Begrenzung auf praktische Probleme beim europäischen Wild ausführlich erörtert.

Gewiß kann das Buch in mancher Richtung nützliche Dienste leisten, aber der Säugetierforscher wird durch viele Stellen in dem Buch zu ernster Nachdenklichkeit veranlaßt. Die oft nachdrücklich vorgebrachten Hinweise auf Leistungszucht in der Geweihbildung mit in der Haustierzucht bewährten Verfahren bergen die Gefahr in sich, daß sich eine Tierart stark verändert. Gewiß lassen sich Erfolge erzielen und Tiere züchten, welche erstaunliche Geweihe hervorbringen. Aber solche Bildungen sind zu vergleichen mit den Leistungen von Hochleistungskühen oder Hausschweinen? Bei Zielsetzungen reiner Leistungszucht bei Wildarten, sei es durch Kreuzungen oder andere züchterische Manipulationen, erscheint die Bezeichnung „Wildgehege" kaum noch gerechtfertigt.

W. HERRE, Kiel

HSU, T. C. und BENIRSCHKE, K.: **An atlas of mammalian chromosomes.** Vol. 7. Berlin, Heidelberg, New York: Springer 1973. 50 plates. XVI, 248 pages. Looseleaf boxed DM 41,–; US $ 16,80. Subscription price DM 36,90; US $ 15,20.

Aus der Chromosomenforschung haben sich in neuerer Zeit viele faszinierende Probleme für die allgemeine Genetik ergeben. Voraussetzung, diese Fragestellung zu erkennen, ist eine weitgespannte Kenntnis der Chromosomenzahlen und ihrer Baueigenarten. HSU und BENIRSCHKE, welche die Chromosomen der Säugetiere zum besonderen Forschungsobjekt erkoren haben, legen den 7. Band ihres Lose-Blatt-Werkes vor, in dem neue Daten von z. T. seltenen Säugetierarten bildlich vorgestellt, knapp und treffend erörtert und durch Schrifttumshinweise erweitert werden.

W. HERRE, Kiel

Tiere untereinander

Formen sozialen Verhaltens. Von Prof. Dr. NIKOLAAS TINBERGEN, Oxford. Ins Deutsche übertragen von Prof. Dr. OTTO KOEHLER, Freiburg i. Br. 3. Auflage. 1975. VIII, 150 Seiten mit 84 Abbildungen im Text und auf 8 Tafeln. Kartoniert 24,– DM

Dem Nobelpreisträger Prof. NIKOLAAS TINBERGEN ist es mit seinem Buch „Tiere untereinander" gelungen, eine Einführung in die Tiersoziologie zu schreiben, die wissenschaftlich fundiert und dennoch leicht lesbar und verständlich ist.

Der Verfasser zeigt nach der Schilderung einiger Beispiele für das Zusammenleben verschiedener Tierarten, welche Leistungen aus dem sozialen Verhalten eines Tieres zum Wohl der anderen und der gesamten Gemeinschaft vollbracht werden und wie sie miteinander verknüpft sind. Folgende Formen sozialen Verhaltens werden behandelt: das Aufsuchen zur Paarung, die Pflege der Jungen, der Familien- und Gruppenverband und schließlich der als Gegenteil der Zusammenarbeit erscheinende, aber für die Art nützliche Kampf zwischen Artgenossen.

TINBERGEN erläutert, wie das Zusammenleben der Tiere untereinander geregelt ist, ohne daß sie über den Augenblick hinaus zu denken brauchen. Zum Beispiel denkt kein Tier bei der Paarung an die Folgen seines Tuns. Es ist ein grandioses Ineinandergreifen von Schlüsselreizen und durch sie ausgelöste Reaktionen, die alles das bewerkstelligen, wozu der Mensch in den meisten Fällen nur durch sinnvolles Überlegen gelangt.

„Tiere untereinander" ist eine Einführung in die Tiersoziologie, die dem Studenten der Ethologie bzw. Soziologie zahlreiche Anregungen bietet, aber auch dem Tierliebhaber oder Naturfreund diesen fesselnden Forschungszweig näherbringt.

Verhaltensstudien an Katzen

Von Prof. Dr. PAUL LEYHAUSEN, Wuppertal. Heft 4 der Schriftenreihe „Fortschritte in der Verhaltensforschung – Advances in Ethology", Beihefte zur „Zeitschrift für Tierpsychologie". 4. Auflage. 1975. 232 Seiten mit 119 Abbildungen. Kartoniert 48,– DM; für Bezieher der Zeitschrift 43,20 DM

Die katzenartigen Raubtiere nehmen hinsichtlich ihrer Entwicklungshöhe eine Art Mittelstellung zwischen den niedersten und den höchstentwickelten Säugetieren ein. Die Untersuchung der Jugendentwicklung und – mit Hilfe der vergleichenden Methode – der Stammesgeschichte ihres Verhaltens ebenso wie die der Ursachenverknüpfung des jeweiligen Verhaltensablaufs erscheint daher geeignet, Aufschlüsse auch über die Entstehungsgeschichte der Verhaltenssysteme, vor allem der Antriebs- und Sozialsysteme, der höchsten Säuger einschließlich des Menschen zu geben.

Seit über dreißig Jahren hat PAUL LEYHAUSEN die Katzen darüber befragt. Die Antworten, die er erhielt, und wie sie zu verstehen sind, beschreibt er in diesem Band. Natürlich können sie nicht vollständig sein: es ist nicht möglich, in nur dreißig Jahren alle Fragen einer mehr als dreißig Millionen Jahre langen Katzenstammesgeschichte zu stellen, noch viel weniger, sie alle beantwortet zu erhalten!

Obwohl nach wie vor das Verhalten der Hauskatze Hauptthema geblieben ist, nehmen vergleichende Darstellungen von der dritten Auflage an einen breiteren Raum ein und ermöglichen besser als zuvor die wahrscheinliche phylogenetische Entwicklung einzelner Verhaltenssysteme zu verfolgen.

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

40. BAND · HEFT 3

JUNI 1975





VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Inhalt

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts and by Current Contents (Series Agriculture, Biology and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

Herausgeberschaft und Schriftleitung: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Herrn Prof. Dr. Manfred Röhrs, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule, 3000 Hannover, Bischofsholer Damm 15. Korrekturfahnen bitten wir z. Hd. Herrn Prof. Dr. Harald Schliemann, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität, 2000 Hamburg 13, Papendamm 3, zurückzusenden.

Manuskripte: Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen, sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse von wenigen Zeilen in deutscher und englischer Sprache sowie eine englische Übersetzung des Titels beizufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerokopie, Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe der von der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH abgeschlossenen Gesamtverträge zu behandeln.

Sonderdrucke: Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 148,— DM zuzügl. amtl. Postgebühren. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 27,20 DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden.

Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Z. Säugetierkunde 40 (1975), 3, S. 129—192
ISSN 0044—3468 / ASTM-Coden: ZSAEA 7 40 (3) 129—192 (1975)

Das Saugpolster der Lippen des Schimpansen *(Pan troglodytes)*

Von Ulrike Goldschmid-Lange

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Salzburg

Eingang des Ms. 28. 11. 1974

Einleitung

Bei menschlichen Neugeborenen und Säuglingen ist in der Medianen des Lippenbogens eine polsterartige, wenig bewegliche Verdickung vorhanden. Es wird angenommen, daß dieses Polster beim Saugakt eine Rolle spielt, genaue Untersuchungen fehlen aber bisher. Für dieses Gebilde, möchte ich die Bezeichnung Colliculus suctorius labii (Saughügelchen) vorschlagen.

Beim Schimpansen ist dieses Saugpolster an den Lippen während der gesamten Saugperiode sehr deutlich entwickelt und weist einige histologische Eigentümlichkeiten auf, die gegen Ende der Saugperiode, also etwa im vierten Lebensjahr, verschwinden und dem normalen histologischen Aufbau der Lippen eines adulten Tieres Platz machen.

Material und Methode

Die Grundlage zur vorliegenden Arbeit sind 30 Schnittserien durch die Lippen von sechs Schimpansen. Untersucht wurden ein sechsmonatiger Foetus, ein neugeborenes, ein acht Tage altes, ein viermonatiges, ein $^{1}/_{2}$- bis $^{3}/_{4}$jähriges und ein 3- bis 5jähriges Tier.

Die Tiere waren im Gemisch nach Bouin oder Formalin fixiert und stammen zum Teil aus der Sammlung der Primatologischen Abteilung des Max-Planck-Instituts für Hirnforschung, Frankfurt am Main, und zum Teil von Prof. Dr. Helmut Hofer, Delta Regional Primate Research Center, Covington Louisiana, USA[1].

Die Gesichtshäute und Lippenstücke wurden über die aufsteigende Alkoholreihe entwässert und über Methylbenzoat und Benzol in Paraplast eingebettet. Die Serien wurden auf einem Leitz-Schlittenmikrotom hergestellt. Die Serien des Embryo und des 8 Tage alten Säuglings wurden auf einem Tetrander der Fa. Jung angefertigt.[2]

Die Schnittdicke beträgt 10—15µm. Als Übersichtsfärbung wurde AZAN verwendet.

Befunde

Bereits beim 6monatigen Embryo (Abb. 1)[3] ist das Saugpolster in der Medianen an der äußeren Gestalt der Lippen deutlich zu erkennen. Es ist als harte, wenig verschiebbare Erhebung an der inneren Lippenkante zu ertasten und abzugrenzen. Am histologischen Schnitt zeigt sich, daß es sich nicht nur um eine Verdickung der Schleimhaut handelt, sondern diese außerdem von einem auffallend stark durchblu-

[1] Für die Überlassung des Materials danke ich Herrn Dr. Heinz Stephan, Max-Planck-Institut für Hirnforschung, sowie Herrn Prof. Dr. Helmut Hofer sehr herzlich.

[2] Für die großzügige Hilfe beim Herstellen dieser Serien danke ich Frl. Clara Rohberg, Max-Planck-Institut für Hirnforschung, Frankfurt/Main.

[3] Für die Herstellung der Photos danke ich Herrn Gerhard Sulzer, Zoologisches Institut der Universität Salzburg.

Z. Säugetierkunde 40 (1975) 129—132

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7



Abb. 1. Pan troglodytes, Embryo, 6 Monate alt. Cs = Colliculus suctorius labii

teten Bindegewebspolster unterlagert ist. Die Oberlippe bekommt dadurch eine eigenartige, bumerangähnliche Form (Abb. 2). Die Schleimhaut ist an ihrer dicksten Stelle im Bereich des Saugpolsters mehr als das Zehnfache dicker als im übrigen Lippenbereich.

Die Schleimhaut ist von tiefen Bindegewebspapillen durchzogen, in denen feinste Nervenfasern und Blutkapillaren liegen. Diese Papillen reichen bis dicht unter die obersten Zellschichten, die im Bereich des Saugpolsters stark keratinisiert sind. Hinter dem Saugpolster nimmt die Verhornung nach innen zu schnell ab. Die Zellen der Schleimhaut sind blasig, und nur wenige Zellschichten dicht unter der verhornten Außenschicht, sind flach und abgeplattet. Alle Zellen, auch die abgeplatteten, sind mit großen Zellkernen versehen (Abb. 3). Beim Neugeborenen (Abb. 4) tritt außer den bereits beim Embryo erwähnten Gegebenheiten, wie Bindegewebspolster, Verdickung der Schleimhaut und Kernhaltigkeit der Zellen, noch eine starke Zähnung der Außenseite der Schleimhaut auf. Diese stark unregelmäßige Zähnung ist keratinisiert und dürfte die Oberfläche des Saugpolsters griffiger und rauher machen, was vermutlich beim Saugakt von Bedeutung ist. Allerdings tritt beim Neugeborenen diese Zähnung im gesamten Schleimhautbereich der Lippen mehr oder weniger stark auf und läßt sich nicht auf eine bestimmte Region begrenzen. Dieses histologische Bild bleibt, wie Serien durch die Lippen des 8tägigen, 4monatigen und $^1/_2$- bis $^3/_4$jährigen Tieres ergaben, während der ganzen Saugperiode bestehen. Nur die Dicke der verhornten Außenschicht variiert.

Beim 8tägigen Säugling treten zusätzlich im gesamten Schleimhautbereich der Lippen Zotten auf, manche von beachtlicher Länge. Auch die Saugpolster zeigen diesen Zottenbesatz, der sich in diesen Regionen aber weder durch besondere Dichte noch

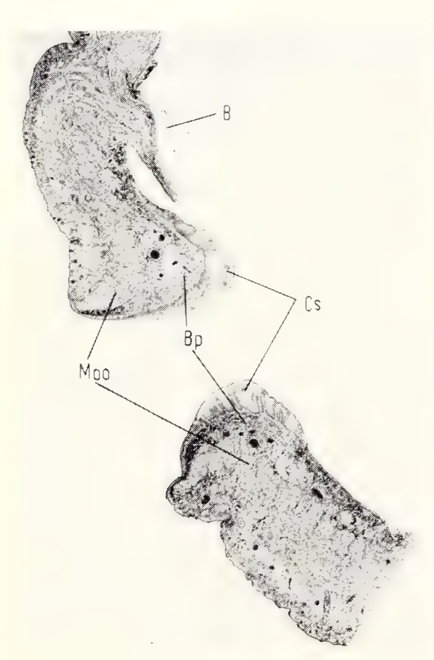


Abb. 2. Pan troglodytes, Embryo, 6 Monate alt. Mediansagittalschnitt durch Ober- und Unterlippe in natürlicher Lage zueinander. B = Beinhaut des Oberkiefers; Cs = Colliculus suctorius der Ober- und Unterlippe; Bp = Bindegewebspolster; Moo = Musculus orbicularis oris. Färbung: Azan, Schnittdicke: 15 µm. Man beachte die Stellung der Saugnippel gegeneinander

Länge von dem der übrigen Schleimhaut unterscheidet. Diese Zotten fehlen bereits beim 4-monatigen Säugling wieder vollständig.

Erst gegen Ende der Saugperiode, das meist im 3. bis 4. Lebensjahr eintritt, treten Veränderungen an der histologischen Struktur der Lippe auf. Das Bindegewebspolster bildet sich zurück, die Schleimhautverdikkung plattet sich ab, und die Schleimhaut nimmt im gesamten Lippenbereich eine gleichbleibende Dicke ein. Die Zähnung des Epithels verschwindet und die keratinisierte Schicht an der inneren Lippenkante ist wieder wesentlich dünner als dies beim $^1/_2$- bis $^3/_4$jährigen Säugling der Fall war. Es entsteht das normale Bild einer Schleimhaut, wie wir sie auch beim adulten Schimpansen antreffen: Kugelige Zellen im Stratum germinativum, die sich rasch abplatten und deren Kerne verdämmern, so daß die äußeren Zellschichten flach und kernlos sind. Die Keratinisierung der Schleimhaut nimmt hinter der inneren Lippenkante rasch ab.

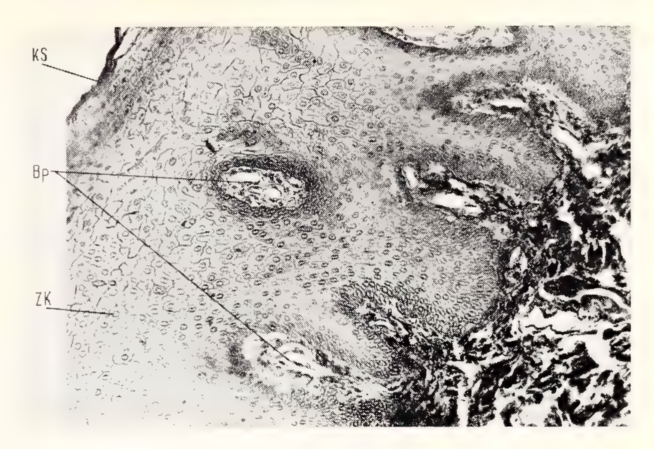
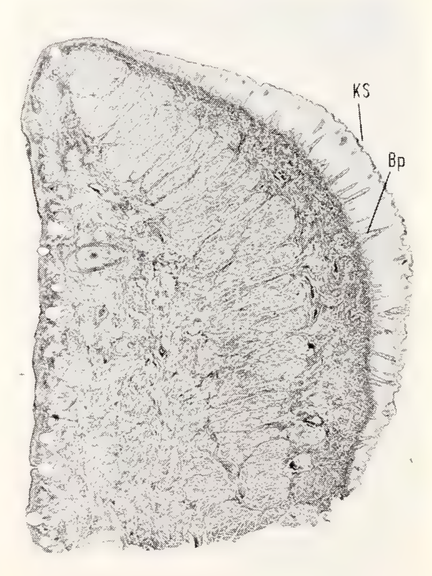
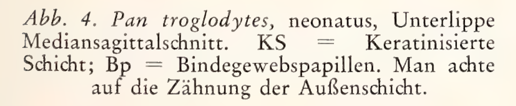


Abb. 3. Pan troglodytes, neonatus. KS = Keratinisierte Schicht; Bp = Bindegewebspapillen; ZK = Zellkerne. Färbung: Azan, Schnittdicke 10 µm. Man beachte, daß die Zellen bis unter die keratinisierte Schicht mit Kernen versehen sind

Diskussion

Die Existenz eines Saugpolsters ist der Humanmedizin zwar nichts Neues, dennoch sind weder sein Aufbau noch seine Funktion näher untersucht worden. SCHAFFER (1922) erwähnt ihn zwar in seinem Lehrbuch, die Frage nach dem Wie und Wozu läßt er aber offen. Meine, in Verbindung mit dem Musculus rectus labii aufgestellte Theorie (LANGE 1974), daß das, durch Kontraktion des M. rectus an die äußerste Öffnungsposition der Mundspalte gelangte Saugpolster die Zitze besser fassen und seine harte Bindegewebsunterlage die Zitzen besser massieren kann, was eine vermehrte Milchabgabe zur Folge haben dürfte, erscheint mir sehr plausibel. RAMM (1905)




Abb. 4. Pan troglodytes, neonatus, Unterlippe Mediansagittalschnitt. KS = Keratinisierte Schicht; Bp = Bindegewebspapillen. Man achte auf die Zähnung der Außenschicht.

erwähnt in ihrer Arbeit über die Mundlippen beim Neugeborenen lediglich die Zotten, die im Gegensatz zum Menschen bei *Pan* an eine extrem kurze Periode gebunden erscheinen. Eine Polsterbildung erwähnt sie nicht, gibt aber für die Philtrumregion, die bei Schimpansensäuglingen dem Bereich des Saugpolsters an der Oberlippe entspricht, einen starken Zottenbesatz in ovaler bis runder Form an. KLEIN (1868) beschreibt in seiner Arbeit über die Lippen des neugeborenen Kindes starke Unterschiede in der Dicke des Schleimhautepithels, das nicht weniger als 0,525 und nicht mehr als 1,155 mm dick wäre. Wo er diese enorme Epithelverdickung gefunden hat, schreibt KLEIN leider nicht.

Zusammenfassung

Im medianen Bereich von Ober- und Unterlippe treten bei *Pan* an der inneren Lippenkante polsterartige Verdickungen auf, die vermutlich dem Saugvorgang dienen. Diese Polster, bereits beim Foetus vorhanden, bleiben bis gegen Ende der Saugperiode im 3.—4. Lebensjahr ausgebildet. Sie entstehen durch eine Verdickung der Schleimhaut, die an dieser Stelle von einem stark durchbluteten Bindegewebspolster unterlagert wird. Die Zellen der Schleimhaut sind in diesem Bereich kugelig und bis unter die keratinisierte äußerste Schicht mit intakten Kernen versehen. Gegen Ende der Saugperiode flacht sich das Epithel ab, das Bindegewebspolster wird rückgebildet und das histologische Bild der Schleimhaut zeigt keine Unterschiede mehr zu dem von adulten Schimpansen.

Summary

The sucking-cushions on the lips of the chimpanzee (Pan troglodytes)

In the middle of the upper and lower lip of *Pan* are cushions, formed of mucosa and connective tissue. These cushions appear in the embryo and last to the end of the sucking period. 30 histological series were made of the lips of six chimpanzees of several ages. At the end of the sucking period, in 3.—4. year of age, the cushions are reduced. I suppose, the cushions support the infant to hold the nipple more tightly during sucking.

Literatur

BARGMANN, W. (1956): Histologische und Mikroskopische Anatomie des Menschen. Stuttgart: Thieme.

HOFER, H. (1972a): On the Corpus adiposum buccae (Bichat) in *Pan troglodytes.* Fol. Prim. **17,** 434—441.

HOFER, H. (1972b): A comparative study on the Oro-Nasalregion of the external Face of the Gorilla as a Contribution to Cranio-Facial Biology of Primates. Fol. Prim. **18,** 416—432.

HORSTMANN, E. (1957): Die Haut. Handb. d. mikrosk. Anat. d. Menschen. Bd. 3 Haut und Sinnesorgane 1—277. Berlin—Göttingen—Heidelberg: Springer.

KLEIN, E. (1868): Zur Kenntnis des Baus der Mundlippen des neugeborenen Kindes. Sitzungsber. d. Kaiserl. Akad. d. Wiss. **58,** 575—584.

LANGE, ULRIKE (1974): Der Musculus rectus labii und seine Bedeutung für die Beweglichkeit der Schimpansenlippen. Anat. Anz. **136,** 33—39.

MILES, A. E. W. (1971): Absence of sebaceous glands from the oral mucosa of non-human Primates. Primates **12,** 95—96.

OPPEL, A. (1900): Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. 3. Teil: Mundhöhle, Bauchspeicheldrüse und Leber. Jena: G. Fischer.

RAMM, MALKA (1905): Über die Zotten der Mundlippen und der Wangenschleimhaut beim Neugeborenen. Anat. Hefte **29,** 57—96.

SCHAFFER, J. (1922): Lehrbuch der Histologie und Histogenese. Leipzig: Engelmann.

STIEDA, A. (1899): Über das Tuberculum labii superioris und die Zotten der Lippenschleimhaut des Neugeborenen. Anat. Hefte **13.**

Anschrift der Verfasserin: Dr. ULRIKE GOLDSCHMIDT-LANGE, Zoologisches Institut der Univ. Salzburg, Akademiestraße 26, A-5020 Salzburg, Österreich

Das Gaumenfaltenmuster bei afrikanischen Sciuriden

Von M. EISENTRAUT[1]

Eingang des Ms. 14. 11. 1974

Bei den Säugetieren ist der harte Gaumen von einer derben, bisweilen verhornten Epithelschicht bedeckt, die das knöcherne Gaumendach bei den meisten Arten nicht glatt überzieht, sondern in mehr oder weniger quer verlaufenden Leisten aufgefaltet ist. Diese Gaumenleisten oder -falten (Rugae palatinae) dürften bei der Aufnahme und Verarbeitung der Nahrung eine Rolle spielen, indem sie sich als Widerlager für die Zunge beim Festhalten und Zerreiben der Nahrungsstoffe beteiligen. Sie zeigen hinsichtlich Form, Anzahl und Verteilung bei den einzelnen Arten und Artengruppen ein typisches und innerhalb der Formen nur wenig variables Muster.

Einen vergleichenden Überblick über das unterschiedliche Gaumenfaltenmuster bei einzelnen Säugetierordnungen gibt erstmals LINTON (1905). Bisher wurden jedoch die Gaumenfalten fast ausschließlich nur bei Megachiropteren besonders beachtet und auch für taxonomische Bearbeitungen herangezogen (vgl. z. B. ANDERSEN 1912), im übrigen aber nur gelegentlich erwähnt. Ich selbst konnte dann für eine ganze Anzahl westafrikanischer Muriden die Gaumenfalten untersuchen und beschreiben (EISENTRAUT 1969), wobei sich zeigte, daß zwischen manchen Formen charakteristische Unterschiede bestehen, die für die Determination von Bedeutung sein können. Zur Vervollständigung wurden später weitere Angaben über die Gaumenfaltenformel bei einigen bis dahin von mir noch nicht berücksichtigten Cricetiden und Muriden von Kamerun gemacht (EISENTRAUT 1975).

Seit einer Reihe von Jahren bin ich bemüht, Material von afrikanischen Sciuriden zusammenzubringen, um auch bei diesen das Gaumenfaltenmuster zu vergleichen. Auch hier zeigen sich wie bei den Mäusen recht bemerkenswerte Unterschiede bei einzelnen Arten. Es wird in Zukunft wichtig sein, an weiterem Material die vorliegenden Ergebnisse zu überprüfen und zu erweitern.

Beschreibung des Gaumenfaltenmusters

Im Prinzip ähnelt das Gaumenfaltenmuster der untersuchten Sciuriden weitgehend dem der von mir untersuchten Cricetiden und Muriden: Hinter den Incisivi findet sich als vorderer Abschluß des Gaumens eine aufgrund ihrer Form kurz als „Dreieck" bezeichnete und unterschiedlich gestaltete, meist in zwei seitlichen Schenkeln auslaufende Aufwölbung (Papilla incisiva), die von mir nicht zu den eigentlichen Falten gezählt wird. Es folgen caudalwärts zwei oder drei quer verlaufende, meist durchgehende antemolare Falten, die im Bereich des Diastema liegen. Diesen schließen sich dann die intermolaren Falten an, deren Zahl verschieden sein kann. Sie sind bis auf die unterschiedlich ausgebildete erste in der Mitte unterbrochen, und die beiden Schenkel biegen vor allem bei den vorderen Falten nach hinten um. Dies dürfte bewirken, daß der Nahrungsbrei in der so entstandenen Mittelfurche in Richtung zum Schlund gleitet.

[1] Herrn Prof. Dr. BERNHARD RENSCH zum 75. Geburtstag gewidmet.

Z. Säugetierkunde 40 (1975) 133—141

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Im folgenden wird zunächst das Gaumenfaltenmuster bei den einzelnen Arten anhand von Abbildungen kurz beschrieben, um es dann in einer Diskussion hinsichtlich seines Wertes als arttypisches Merkmal zu beleuchten.

Tribus Funambulini

Heliosciurus gambianus, 3 Exemplare: 1 Lomé/Togo, 2 Congo da Lemba/Zaire

Die drei *gambianus*-Hörnchen zeigen ein übereinstimmendes Gaumenfaltenmuster. Hinter dem in zwei seitlichen Fortsätzen auslaufenden „Dreieck" liegen zwei nach vorn gebogene durchlaufende antemolare Falten. Die Zahl der intermolaren Falten beträgt fünf. Von diesen ist die erste in Höhe des ersten Backenzahns (P^4) ansetzende Falte durchgehend, die übrigen vier sind unterbrochen, wobei die beiden Schenkel in der Mitte caudalwärts umbiegen (Abb. 1). Die Gaumenfaltenformel lautet 2 — 5 = 7.

Heliosciurus rufobrachium, 3 Exemplare: 1 Kamerunberg, 1 Kribi, 1 Benito

Im Gegensatz zu *gambianus* sind bei den drei *rufobrachium*-Stücken nicht fünf, sondern sechs intermolare Falten ausgebildet, wobei jedoch zu erwähnen ist, daß die vorletzte, teils auf einer, teils auf beiden Seiten etwas verkürzt erscheint und sich möglicherweise erst sekundär eingeschoben hat (vgl. Diskussion). Auch bei *rufobrachium* ist die erste intermolare Falte in der Mitte nicht unterbrochen, sondern durchgehend und wie die beiden antemolaren nach vorn gewölbt (Taf., 1). Gaumenfaltenformel 2 — 6 = 8.

Funisciurus isabella, 4 Exemplare: 3 Yaoundé, Doumé und Bipindi/Kamerun (Rasse *isabella*), 1 Brazzaville (Rasse *dubosti*)

Bei allen Exemplaren ist das Gaumenfaltenmuster sehr übereinstimmend ausgebildet und hat die Formel 2 — 5 = 7. Die beiden ungeteilten antemolaren Falten sind gleichmäßig gerundet oder etwas spitz nach vorn gebogen. Die erste intermolare Falte, die in Höhe des kleinen stiftförmigen P^3 beginnt, ist ungeteilt. Die vier folgenden sind in der Mitte unterbrochen und ihre Schenkel sind, bis auf die bei einigen Stücken etwas ansteigende letzte, nach hinten gebogen (Abb. 2).

Funisciurus lemniscatus, 6 Exemplare: 2 Kribi, 1 Bipindi, 1 Ajos-Höhe/Kamerun, 2 San Benito/Gabun

Lemniscatus unterscheidet sich mit der gleichen Formel 2 — 5 = 7 nicht wesentlich von der Zwillingsart *isabella.* Bei den mir vorliegenden Stücken ist die erste antemolare Falte ziemlich steil nach vorn angewinkelt, die zweite verläuft mehr flach bogenförmig. Von den fünf intermolaren Falten ist nur bei zwei Tieren die erste durchgehend, bei den vier anderen Exemplaren dagegen, genau wie die vier letzten Falten, geteilt, wobei die Schenkel caudalwärts umgebogen sind; nur die letzte ist meist etwas schräg nach oben gerichtet.

Funisciurus congicus, 4 Exemplare: 2 Benguela/Angola, 2 Congo da Lemba/Zaire

Auch *congicus* hat die Formel 2 — 5 = 7. Die beiden durchgehenden antemolaren Falten verlaufen leicht bogenförmig konvex. Bei der ersten intermolaren Falte ist die Tendenz zur Teilung in zwei Schenkel, also Bildung einer Mittelfurche, deutlich gegeben. Nur ein Exemplar hat die erste intermolare noch als einheitlich durchgehende Falte entwickelt. Die beiden Schenkel der letzten Falten verlaufen waagerecht oder etwas nach vorn ansteigend.

Funisciurus anerythrus, 4 Exemplare: 2 Stanleyville, 2 Bukavu/Zaire

Mit der Gaumenfaltenformel 2 — 5 = 7 entspricht *anerythrus* den vorgehenden *Funisciurus*-Arten. Bei den vorliegenden vier Stücken ist die erste intermolare Falte geteilt, jedoch berühren sich die beiden Schenkel in der Mitte. Außerdem zeigt das eine Exemplar die Anlage zu einer Zwischenfalte zwischen der gut ausgebildeten

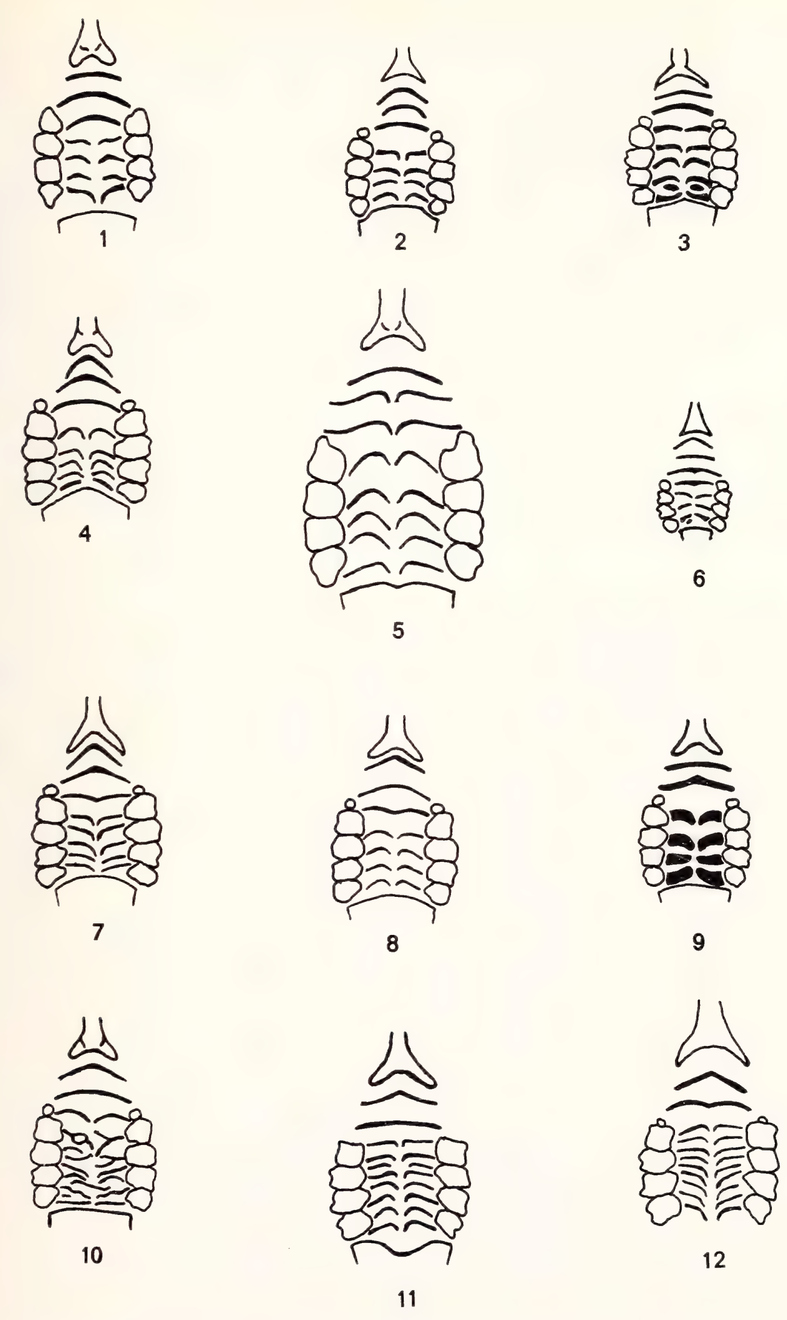


Abb. 1—12. Gaumenfaltenmuster. 1 = *Heliosciurus gambianus.* (Vergr. ca. 1,5 ×). — 2 = *Funisciurus isabella.* (Vergr. ca. 1,5 ×). — 3 *Funisciurus anerythrus.* (Vergr. ca. 1,5 ×). — 4 = *Funisciurus pyrrhopus.* (Vergr. ca. 1,5 ×). — 5 = *Protoxerus stangeri.* (Vergr. ca. 1,5 ×). — 6 = *Myosciurus pumilo.* (Vergr. ca. $2^2/_3$ ×). — 7 = *Paracerus cepapi.* (Vergr. ca. 1,5 ×). — 8 = *Paraxerus ochraceus.* (Vergr. ca. 1,5 ×). — 9 = *Tamiscus emini.* (Vergr. ca. $2^1/_3$ ×). — 10 = *„Aethosciurus" cooperi* (gestörter Faltenverlauf, Vergr. ca. 1,5 ×). — 11 = *Xerus rutilus.* (Vergr. ca. $1^1/_5$ ×). — 12 = *Xerus inauris.* (Vergr. ca. $1^1/_5$ ×).

sechsten und — waagerecht verlaufenden — siebenten Falte in Form einer länglichen Erhebung (Abb. 3).

Funisciurus leucogenys, 3 Exemplare: 1 Concepcion/Fernando Poo (Rasse *leucogenys),* 2 Wum/Kamerun (Rasse *boydi)*

Die bei einem Exemplar der vorhergehenden Art angedeutete Tendenz zur Bildung einer Zwischenfalte zwischen der vierten und fünften intermolaren ist auch bei dem Stück der Nominatrasse von Fernando Poo zu erkennen. Bei den beiden von Wum stammenden Vertretern der Rasse *boydi* ist diese Zwischenfalte nahezu vollständig ausgebildet, so daß wir hier die Formel 2 — 6 = 8 anwenden müssen (Taf., 2). Die erste intermolare Falte ist stets unterbrochen, wobei sich jedoch die beiden Schenkel fast berühren. Die fünfte und sechste intermolare Falte verlaufen waagerecht oder leicht ansteigend.

Funisciurus pyrrhopus, 3 Exemplare: 1 M'Baiki/RCA, 2 Bukavu/Zaire

Bei allen drei Stücken sind die beiden antemolaren Falten im stumpfen Winkel nach vorn gerichtet, die Zahl der intermolaren Falten beträgt sechs, was einer Formel 2 — 6 = 8 entspricht (Abb. 4). Von ihnen ist die erste Falte in der Mitte nicht unterbrochen und verläuft im flachen konvexen Bogen von P^3—P^3. Die Schenkel der fünf folgenden unterbrochenen Falten sind mit Ausnahme der letzten in der Mitte nach hinten umgebogen.

Protoxerus stangeri, 2 Exemplare: 1 Benito, 1 Bukavu/Zaire

Bei dem sehr jungen Tier von Bukavu sind die Molaren noch nicht durchgebrochen, so daß die Anordnung der Falten innerhalb des Bereiches der Backenzähne nicht festzustellen ist. Jedoch stimmen die Gaumenfaltenmuster der beiden Stücke fast völlig überein. Es sind acht Gaumenfalten vorhanden, von denen bei dem adulten Tier drei vor den Molaren liegen und daher als antemolar zu bezeichnen sind, obwohl die dritte Falte zweifellos der ersten intermolaren, z. B. bei der Gattung *Funisciurus,* entspricht, bei der diese in Höhe des kleinen stiftförmigen P^3 — der bei *Protoxerus* nicht oder nicht mehr vorhanden ist — liegt. Die erste antemolare Falte ist durchgehend, jedoch sind die folgenden zwei genau wie die fünf intermolaren geteilt und die Schenkel in der Mitte scharf caudalwärts gebogen (Abb. 5). Der einzige unwesentliche Unterschied zwischen den beiden vorliegenden Stücken besteht darin, daß bei dem jungen Tier die Schenkel der zweiten antemolaren Falte in der Mitte so dicht beieinander liegen, daß sie sich berühren. Gaumenfaltenformel: 3 — 5 = 8.

Myosciurus pumilio, 1 Exemplar: Kamerun

Die Gaumenfaltenformel lautet 3 — 4 = 7 (Abb. 6). Ähnlich wie bei *Protoxerus* liegt die dritte Falte noch vor den Molaren, so daß sie als antemolare Falte gezählt werden muß, obwohl sie auch in diesem Falle der ersten intermolaren Falte bei den mit fünf oberen Backenzähnen ausgestatteten Arten entsprechen dürfte (auch bei *pumilio* fehlt der erste Prämolar). Von den vier intermolaren Falten ist die erste durchgehend, jedoch in der Mitte bereits etwas caudalwärts eingeknickt. Die drei letzten sind in der Mitte unterbrochen.

Paraxerus cepapi, 5 Exemplare: 2 Elisabethville (Rasse *quotus),* 1 Südwestafrika (Rasse *tsumebensis),* 2 Tranerstown/Rhodesien (Rasse *chobiensis)*

Alle untersuchten Exemplare von *cepapi* haben die Gaumenfaltenformel 2—6 = 8. Nicht nur bei dieser Art, sondern auch bei den folgenden Vertretern der Gattung *Paraxerus* ist die erste antemolare Falte sehr dicht an das sogenannte Dreieck herangerückt. Ebenso ist bei allen untersuchten Gattungsangehörigen die erste intermolare Falte, die in der Nähe des ersten oder zwischen dem ersten und zweiten Prämolaren ansetzt, durchgehend, und nur die nachfolgenden sind in der Mitte geteilt (Abb. 7).

Paraxerus flavivittis, 4 Exemplare: Mikindani/Tansania

Abgesehen von den bei *cepapi* bereits erwähnten Gattungsbesonderheiten hat ein Exemplar von *flavivittis* nur fünf intermolare Falten, und zwar außer der ersten durchgehenden nur vier in der Mitte unterbrochene, so daß hier die Formel 2 — 5 = 7 anzuwenden ist. Bei den übrigen drei Exemplaren ist zwischen der vorletzten und letzten intermolaren Falte die deutliche Anlage einer in ihrer Länge noch nicht voll ausgebildeten Falte zu erkennen.

Paraxerus ochraceus, 1 Exemplar: Arusha/Tansania (Rasse *aruscensis)*

Das Gaumenfaltenmuster stimmt mit dem des eben erwähnten einen Exemplares von *flavivittis* überein und hat nur fünf intermolare Falten, und zwar eine durchgehende und vier unterbrochene (Abb. 8). Gaumenfaltenformel: 2 — 5 = 7.

Tamiscus emini, 2 Exemplare: Bukavu/Zaire

Beide Stücke zeichnen sich durch sehr derbe, breite Falten aus. Sie haben übereinstimmend außer den zwei antemolaren nur vier in der Mitte unterbrochene intermolare Falten ausgebildet (Abb. 9). Formel 2 — 4 = 6.

Aethosciurus poensis, 5 Exemplare: 4 Westkamerun, 1 Fernando Poo

Das Gaumenfaltenmuster zeigt zwei kräftig ausgebildete durchgehende antemolare Falten. Die ebenfalls stark hervortretenden intermolaren Falten sind sämtlich unter-



Tafel. Gaumenfalten. 1 = *Heliosciurus rufobrachium.* (Vergr. ca. 2¹/₄ ×). — 2 = *Funisciurus leucogenys.* Die 2. antemolare Falte ist nicht, wie es auf dem Foto den Anschein erweckt, geteilt, sondern durchgehend. (Vergr. ca. 2¹/₄ ×). — 3 = *Aethosciurus poensis.* (Vergr. ca. 2³/₄ ×). — 4 = „*Aethosciurus*" *cooperi.* (Vergr. ca. 1²/₃ ×). — 5 = *Xerus erythropus.* Bei dem jungen Exemplar sind der 1. Prämolar und die zwei letzten Molaren noch nicht durchgebrochen. (Vergr. ca. 1¹/₃ ×).

brochen. Bei zwei Exemplaren sind deren nur vier ausgebildet (Taf., 3). Die Gaumenfaltenformel lautet daher 2 — 4 = 6. Die drei übrigen Exemplare haben zwischen den beiden letzten die deutliche Anlage einer weiteren Falte, so daß in diesem Fall die Formel 2 — 5 = 7 Berechtigung haben könnte.

„Aethosciurus" cooperi, 8 Exemplare: Westkamerun

Cooperi fällt bezüglich des Gaumenfaltenmusters völlig aus dem Rahmen der bisher behandelten Sciuriden heraus. Zwar sind ebenfalls zwei antemolare Falten deutlich als kräftige und durchgehende Leisten ausgebildet. Die Zahl der stets in der Mitte unterbrochenen intermolaren Falten ist jedoch stark vermehrt. Infolgedesseen kommt es, wie bei hoher Faltenzahl zu erwarten, zu einer gewissen Variation. Außerdem zeigen einige Stücke einen gestörten Verlauf infolge Teilung oder Verwachsung einiger Faltenschenkel, wobei rechte und linke Seite Unterschiede aufweisen können. Am klarsten zeigt die Taf. (4) den Verlauf. Wir können auf beiden Seiten neun intermolare Falten von unterschiedlicher Länge erkennen. Die Formel 2 — 9 = 11 dürfte bei *cooperi* die Ausgangsform darstellen, die auch bei anderen Stücken trotz der auftretenden Störungen abgelesen werden kann. Wie stark es zu Veränderungen des Musters kommen kann, zeigt Abb. 10.

Tribus Xerini

Xerus rutilus, 1 Exemplar: Abessinien

Die untersuchten afrikanischen Erdhörnchen der Gattung *Xerus* haben im Prinzip ein sehr einheitlich angelegtes Gaumenfaltenmuster. Die zwei antemolaren Falten sind derb und durchgehend, die intermolaren Falten sind sämtlich in der Mitte geteilt, so daß eine schmale Längsfurche entsteht. Das eine zur Verfügung stehende Exemplar von *rutilus* hat acht intermolare Falten (Abb. 11), von denen die dritte mit ihren beiden Schenkeln nicht bis zur Mitte reicht. Formel 2 — 8 = 10.

Xerus erythropus, 6 Exemplare: 2 Waza/Nordkamerun (Nominatrasse), 1 Wum/Westkamerun (Rasse *lacustris),* 1 juv. Westafrika, 2 Sudan (Rasse *leucoumbrinus)*

Die Grundformel für das Gaumenfaltenmuster dürfte 2 — 8 = 10 lauten. Dies zeigt sehr deutlich ein junges Exemplar von Wum (Taf., 5). Bei der in Höhe des ersten noch nicht sichtbaren stiftförmigen Prämolaren P^3 ansetzenden ersten intermolaren Falte stoßen die beiden Schenkel in der Mitte zusammen, so daß der Eindruck einer durchgehenden Falte entsteht. Dies ist auch bei den zwei Exemplaren von Waza der Fall. Im übrigen zeigen sich bei zwei Exemplaren einige Abweichungen im Muster der intermolaren Falten, indem bei dem einen von Waza die letzten beiden an den Außenseiten miteinander verwachsen sind und die beiden Schenkel der vierten intermolaren außen eine Spaltung zeigen. Diese Erscheinung hat offenbar bei dem juv. Exemplar (Westafrika) dazu geführt, daß an gleicher Stelle eine kurze Zwischenfalte entstanden ist, so daß in diesem Fall die Formel 2 — 9 = 11 lauten muß.

Xerus inauris, 3 Exemplare: Südwestafrika

Das Gaumenfaltenmuster der drei untersuchten Stücke zeigt eine übereinstimmende klare Anordnung (Abb. 12). Es sind neun intermolare Falten ausgebildet, deren Schenkel sämtlich in der Mitte nach hinten abgebogen sind. Formel: 2 — 9 = 11.

Diskussion

Die bei Säugern auftretenden Gaumenfalten dürften ein recht ursprüngliches, primäres morphologisches Merkmal darstellen, wobei jedoch eine Beziehung zur Art und Verarbeitung der Nahrung bestehen dürfte. Wie die bei meinen vorläufigen, zunächst nur

an einem relativ geringen Material vorgenommenen Untersuchungen in Übereinstimmung mit den Ergebnissen von LINTON (1905) zeigen, unterscheiden sich die übergeordneten systematischen Kategorien der Säugetiere in ihren Gaumenfaltenmustern meist völlig voneinander. So ist z. B. bei *Oryctolagus* und *Lepus* als Vertreter der Lagomorpha der Bauplan des Musters grundlegend verschieden von dem der Rodentia, was allein schon zu der jetzt allgemein anerkannten Trennung in zwei Ordnungen berechtigen könnte. Wieder anders ist das Muster der Artiodactyla, z. B. bei *Capreolus* und *Cervus,* ebenso wie das der Carnivora, z. B. bei *Genetta, Martes, Vulpes, Nasua,* wobei zu erwähnen ist, daß diese vier letztgenannten zu verschiedenen Familien gehören, aber dennoch ein ähnliches Grundmuster zeigen. Dies besagt jedoch nicht, daß bei den unteren systematischen Taxa völlige Übereinstimmung bestehen muß. Vielmehr haben die vorliegenden Untersuchungen an den afrikanischen Sciuriden, ebenso wie meine früheren Feststellungen an afrikanischen Muriden und Cricetiden gezeigt, daß bei einer zwar weitgehenden Übereinstimmung im Bauplan innerhalb der Familien und Gattungen Abweichungen des Gaumenfaltenmusters im einzelnen auftreten können. Diese betreffen im besonderen eine Veränderung der Anzahl der Falten.

Der Grundtyp der genannten Nagerfamilien zeigt zwei antemolare Falten. Das gleiche ist auch der Fall bei zwei bisher untersuchten Vertretern der Gliridae, nämlich *Graphiurus murinus* und *Eliomys quercinus.* Unterschiedlich dagegen ist die Zahl der intermolaren Falten. Bei den beiden letztgenannten Vertretern beschränkt sich diese auf nur drei (Formel 2 — 3 = 5). Bei einigen Muriden und Sciuriden erhöht sie sich auf vier (2 — 4 = 6). Dies ist unter den ersteren, und offensichtlich sehr konstant, bei *Lophuromys* (untersucht wurden *sikapusi* und *nudicaudus)* und *Deomys ferrugineus* der Fall. Bezeichnenderweise haben beide Gattungsvertreter eine weitgehend insektivore Ernährungsweise.

Bei den uns hier interessierenden Sciuriden konnten innerhalb des Tribus Funambulini jeweils vier intermolare Falten bei *Tamiscus emini* und *Aethosciurus poensis* festgestellt werden; bei letzterem jedoch nicht konstant. Hier zeigen einige Exemplare die deutliche Tendenz zur Ausbildung einer weiteren Falte zwischen der dritten und vierten intermolaren. Sehr häufig findet sich bei Sciuriden — ebenso wie bei Muriden und Cricetiden — die Gaumenfaltenformel 2 — 5 = 7. Als Beispiel nenne ich *Heliosciurus gambianus,* und einige Species der Gattung *Funisciurus* (z. B. *isabella, lemniscatus, anerythrus, congicus)* und *Paraxerus (z. B. ochraceus).* Innerhalb der drei Gattungen jedoch findet sich wiederum, ähnlich wie bei *Aethosciurus poensis,* die Tendenz zur Ausbildung einer weiteren, in diesem Fall sechsten intermolaren Falte, die sich zwischen die vorletzte und letzte Falte einschiebt, so daß damit bei *Heliosiurus rufobrachium, Funisciurus leucogenys, Funisciurus pyrrhopus* und *Paraxerus cepapi* die Formel 2 — 6 = 8 zur Anwendung kommen muß.

Relativ übersichtlich und einheitlich ist das Gaumenfaltenmuster bei den drei untersuchten Vertretern der zum Tribus Xerini gehörenden Gattung *Xerus.* Es zeichnet sich durch die hohe Zahl der intermolaren Falten aus. Bei *X. rutilus* wurden deren acht festgestellt (Formel 2 — 8 = 10). Bei *X. inauris* ist die Zahl einheitlich um eine Falte vermehrt (2 — 9 = 11). Einen gewissen Übergang zeigt *X. erythropus,* bei dem in den meisten Fällen acht intermolare Falten festgestellt wurden, jedoch bei einem Exemplar eine Faltenvermehrung auf neun intermolare.

Ganz allgemein muß dabei betont werden, daß naturgemäß die Frage schwer zu entscheiden ist, ob die Entwicklungsrichtung auf die Vermehrung der Faltenzahl oder auf ihre Verringerung geht, mit anderen Worten, welcher Zustand der primäre Ausgangstyp ist. Die oben gemachte, m. E. naheliegende Annahme, daß es durch Ausbildung einer Zwischenfalte zwischen vorletzter und letzter intermolarer Falte zu einer Vermehrung von vier auf fünf bei *Aethosciurus poensis,* bzw. von fünf auf

sechs bei den erwähnten Gattungsangehörigen von *Heliosciurus, Funisciurus* und *Paraxerus* gekommen ist, bleibt daher hypothetisch.

Dagegen ist es wohl mit Sicherheit anzunehmen, daß das bei *Protoxerus stangeri* und *Myosciurus pumilio* vorliegende Faltenmuster mit drei antemolaren Falten als eine sekundäre Entwicklung angesehen werden kann. Bei beiden ist P^3, der bei anderen Gattungen als stark reduzierter und funktionsloser Stiftzahn noch zeitweise — bevor er bei älteren Tieren zum Ausfall kommt — in Erscheinung tritt, vollständig in Wegfall gekommen. In diesem Fall dürfte, wie oben bereits ausgeführt, die dritte antemolare Falte zweifellos der ersten intermolaren Falte bei anderen Arten, bei denen diese in Höhe von P^3 ansetzt, entsprechen.

Wie wir gesehen haben, sind die antemolaren Falten bei allen Arten mit Ausnahme von *Protoxerus stangeri* stets durchgehend und die hinteren intermolaren stets in der Mitte unterbrochen. Unterschiedlich bei den Arten und bisweilen auch innerhalb einer Art ist das Bild der ersten intermolaren Falte. Bei den untersuchten Sciuriden finden wir sie nicht selten noch durchgehend. Hier scheint es mir gegeben, den letzteren Zustand als den ursprünglichen anzusehen. Die Entwicklungstendenz geht ganz offensichtlich auf Unterbrechung aller intermolaren Falten. Dadurch bildet sich eine mediane Längsfurche, in welcher der durch die Tätigkeit der Backenzähne erzeugte Nahrungsbrei nach hinten zum Ösophagus abfließen kann.

Bei der relativ weitgehenden Konstanz des Gaumenfaltenmusters kann seine Mitberücksichtigung — neben anderen morphologischen Merkmalen — für die Taxonomie durchaus von Bedeutung sein und möglicherweise die Zuordnung einer Art zu der einen oder anderen Gattung mitentscheiden. Von AMTMANN (1965) werden *Tamiscus emini* (als Rasse von *boehmi)* und *Aethosciurus poensis* zur Gattung *Paraxerus* gestellt. Aufgrund der unterschiedlichen Gaumenfaltenformel halte ich es für richtiger, beide als besondere Gattung bestehen zu lassen. Ebenso halte ich es für nicht angebracht, das in seiner Verbreitung auf einige Montanwaldreste in Kamerun beschränkte, von HAYMAN (1950) als *„Heliosciurus (Aethosciurus) cooperi"* beschriebene Hörnchen zu *Paraxerus,* wie von AMTMANN vorgeschlagen, oder zu *Aethosciurus,* wie von ROSEVEAR (1969) praktiziert, zu stellen. Sein Gaumenfaltenmuster fällt so sehr aus dem Rahmen, daß ich die Frage zunächst offenlassen muß, welcher Gattung *cooperi* zuzurechnen ist. Ich führe die Art zunächst nur als *„Aethosciurus" cooperi* an, bis vielleicht die Untersuchung weiterer, bisher von mir noch nicht berücksichtigter Sciuriden-Arten die Frage der Gattungszugehörigkeit klärt.

Danksagungen

Für die nur an nichtpräparierten Schädeln möglichen Untersuchungen konnte — außer den selbst gesammelten oder im Museum Koenig in Bonn vorhandenen Stücken — Material aus verschiedenen Museen herangezogen werden. Für das Überlassen bzw. Ausleihen dieses Materials bin ich Frau Dr. ANGERMANN (Berlin) und den Herren Prof. V. AELLEN (Genf), Dr. DIETERLEN (Stuttgart), Dr. FELTEN (Frankfurt), Dr. JÉ JÉ (Bukavu/Zaire), Prof. PETTER (Paris) und Dr. THYS VAN DEN AUDENAERDE (Tervuren) zu Dank verpflichtet.

Zusammenfassung

Die Arbeit beschäftigt sich mit dem Gaumenfaltenmuster bei afrikanischen Sciuriden. Bei weitgehend übereinstimmendem Grundplan finden sich im einzelnen bei Gattungen und Arten Besonderheiten, die sich vor allem auf die Anzahl der intermolaren Falten beziehen. Es wird die zwar hypothetische, aber naheliegende Annahme gemacht, daß es durch sekundäre Anlage von Zwischenfalten zur Faltenvermehrung kommt. Die Beachtung des Faltenmusters kann im Zusammenhang mit anderen morphologischen Merkmalen bei taxonomischen Fragen von Bedeutung sein, wie an einigen Beispielen gezeigt wird.

Summary

The patterns of the palate-ridges of African Sciuridae

The paper deals with the pattern of palate-ridges in African Sciuridae. Though agreeing in the basic pattern, special differences exist between genera and species, which concern mainly the number of intermolar ridges. The hypothetical, but suggesting conclusion is pointed out, that the increase of the ridges is due to the secondary development of "interridges". Considered in connection with other morphological criteria, the pattern of the palateridges can be of taxonomic value, as it is shown in some examples.

Literatur

AMTMANN, E. (1966): Preliminary Identification Manual for African Mammals. 3. Rodentia: Sciuridae. Smithsonian Institution, Washington, 1—25.

ANDERSEN, K. (1912): Catalogue of Chiroptera. Vol. 1. London.

EISENTRAUT, M. (1969): Das Gaumenfaltenmuster bei westafrikanischen Muriden. Zool. Jb. Syst. **96**, 478—490.

— (1975): Weiterer Beitrag zur Säugetierfauna von Kamerun. Bonn. zool. Beitr. **26**, 76—93.

HAYMAN, R. W. (1950): Two New African Squirrels. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 12, Vol. 3, 262—264.

LINTON, R. G. (1905): On the morphology of the Mammals palatine rugae. Veterin. J. New Series **12**, 220—252.

ROSEVEAR, D. R. (1969): The Rodents of West Africa. London.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. M. EISENTRAUT, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, D - 5300 Bonn 1, Adenauerallee 150—164

Chromosomes of some species of *Gerbillus* (Mammalia Rodentia)

By D. M. LAY, K. AGERSON and C. F. NADLER

Receipt of Ms. 7. 10. 1974

Forty to fifty species of rodents comprise the genus *Gerbillus* and occur within that part of the Great Palaeartic Desert from the Sahara and Sahel of North Africa to the Indian Desert. Current classifications of *Gerbillus* are based upon the pioneering studies of LATASTE (1880–82), which recognized four subgenera including *Gerbillus, Dipodillus, Hendecapleura* and *Tatera,* of which the last is presently regarded as generically distinct (ELLERMAN 1940). Among recent workers ELLERMAN (1940) acknowledged that the remaining three of LATASTE's subgenera are related and treated them taxonomically as a single genus, *Gerbillus,* containing two subgenera, *Gerbillus* and *Dipodillus* (including *Hendecapleura).* In contrast PETTER (1959) divided the same froms into two genera, *Gerbillus* and *Dipodillus,* the latter including the subgenera *Dipodillus* and *Hendecapleura.* A distinct need exists for a modern taxonomic revision of these rodents, especially at the species level. Until such a review is available we will refer to all species as *Gerbillus* without reference to subgeneric divisions.

Z. Säugetierkunde 40 (1975) 141—150

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

This study presents a summary of the cytogenetic data (including new information and work in progress) for the 20 species of *Gerbillus* analyzed to date and considers the utility of these data for defining taxonomic categories at and above the species level.

Materials and methods

Thirty-five specimens were studied cytologically and are preserved as vouchers in collections of the University of Michigan Museum of Zoology: *Gerbillus allenbyi* Thomas, 1918, Israel: Ramat Aviv, 2 males; *Gerbillus andersoni* deWinton, 1902, Egypt: km 164 on Cairo-Alexandria Road, 2 males, 1 female; *Gerbillus gerbillus* Olivier, 1801, Egypt: Abu Rawash, 1 male and 2 females; Sinai; El Kaa plain, 1 female; Morocco: 10 km W Zagora 1 female; *Gerbillus perpallidus* Setzer, 1959, Egypt: El Beida, Wadi el Natroun, 1 male; *Gerbillus pyramidum* Geoffrey, 1825, Egypt: Abu Rawash, 2 males and 3 females; *Gerbillus* sp. (? = *tarabulli)*, Morocco: 10 km W Zagora, 1 male; *Gerbillus campestris* Levaillant, 1857, Morocco: 5 km NE Essouira, 1 male; 20—29 km SW Goulimine, 3 males and 7 females; 5 km S Taroudannt, 2 females; *Gerbillus nanus* Blanford, 1875, Morocco: 29 km SW Goulimine, 1 male and 1 female; *Gerbillus henleyi* deWinton, 1903, Morocco: 29 km SW Goulimine, 1 male and 1 female.

Specimens used in this study were indentified using pelage and cranial characters (Petter 1961; Lay, unpublished data) and by comparison with examples in the collections of the British Museum (Natural History), London, Field Museum of Natural History, Chicago and University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbor. Chromosome preparations from femoral bone marrow and karyotype descriptions follow our earlier techniques (Nadler and Lay 1967). Fundamental number (FN) is computed by counting the total number of autosome and sex chromosome arms to facilitate comparison with previously published material.

Results

Hairy-footed *Gerbillus* species

Gerbillus allenbyi from Israel have a diploid number (2N) = 40 and fundamental number (FN) = 80. The karyotype contains 14 metacentric and 24 submetacentric autosomes, a large submetacentric X and medium-sized submetacentric Y chromosome (Fig. 1).

Gerbillus andersoni from Egypt show a 2N = 40 and FN = 80. The morphology of the autosomes and sex chromosomes is virtually identical to that of *G. allenbyi* (Fig. 1).

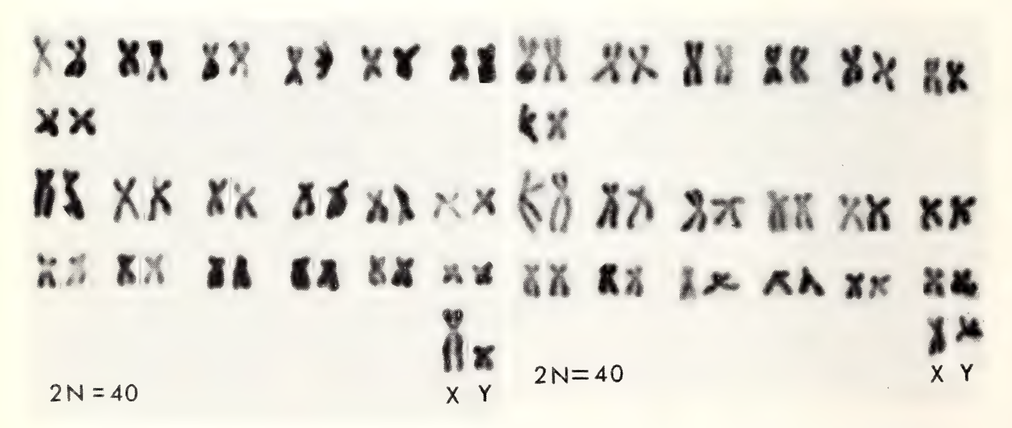


Fig. 1. Karyotypes of male *Gerbillus allenbyi* (left) and male *G. andersoni* (right)

Fig. 2. Karyotypes of male *Gerbillus perpallidus* (above left), male *G. pyramidum* (above right) and male *G.* sp. (? = *tarabulli)* (below left)

Gerbillus perpallidus from Egypt exhibit a 2N = 40 and FN = 76. The karyotype contains 18 metacentric, 16 submetacentric and 4 acrocentric autosomes. A large submetacentric, the presumed X, and a small metacentric, presumably the Y constitute the sex chromosomes (Fig. 2).

Gerbillus pyramidum from Egypt. reveals a 2N = 38 and FN = 76. There are 26 metacentric and 8 submetacentric autosomes. The X chromosome is a large submetacentric and the Y is a small metacentric (Fig. 2).

Gerbillus gerbillus from Sinai and Egypt and Morocco have a 2N = 42 ♀, 43 ♂, and FN = 76 ♀, 78 ♂. The karyotype contains 13 metacentric, 17 submetacentric and 8 acrocentric autosomes. The X is the largest submetacentric in the complement and the two Y chromosomes are medium metacentric and small submetacentric elements (Fig. 3).

Gerbillus sp. (? = *tarabulli)* from Morocco possesses a 2N = 40 and FN = 76. The karyotype has 18 metacentric, 18 submetacentric and 2 acrocentric autosomes. Both the X and Y are submetacentric elements (Fig. 2).

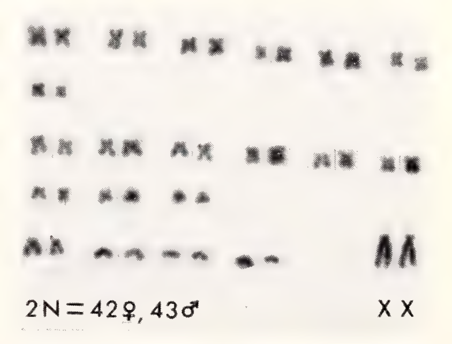


Fig. 3. Karyotype of female *Gerbillus gerbillus* from Egypt: Abu Rawash

Naked-footed *Gerbillus* species

Gerbillus campestris from Morocco display chromosomal polymorphism with 2N = 56, 57, 58 and FN = 68. The karyotypes contain 10, 11 or 12 metacentric and submetacentric chromosomes and 48, 46 or 44 acro-

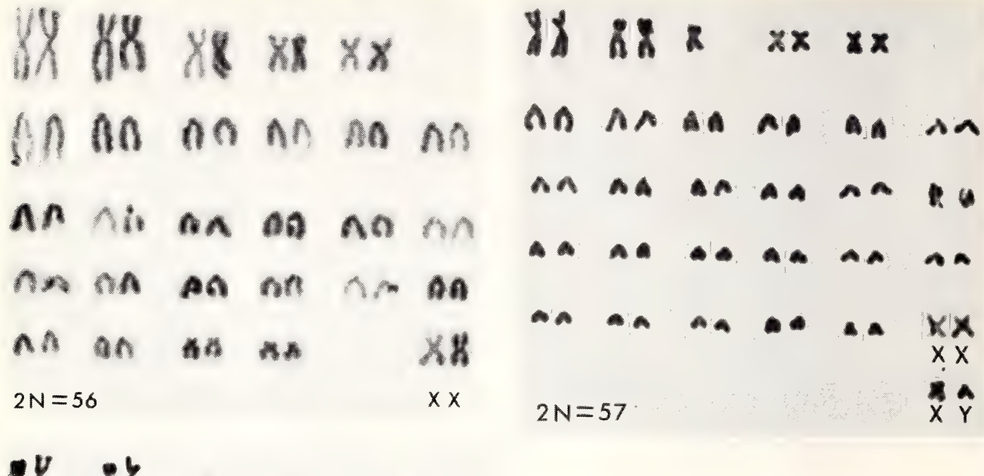




Fig. 4. Chromosomal polymorphism in *Gerbillus campestris.* (above left) 2N = 56 female from Morocco: Taroudannt. (above right) 2N = 57 from Morocco: Goulimine. (below left) 2N = 58 female from Morocco: Goulimine

centric chromosomes, respectively. The X is a medium metacentric and the Y is a small acrocentric element (Fig. 4).

Gerbillus nanus from Morocco reveals a 2N = 52 and FN = 61 ♂, 62 ♀. The karyotype consists of 8 submetacentric and 42 acrocentric autosomes. The X is a large metacentric and the Y is a small acro or subtelocentric chromosome (Fig. 5).

Gerbillus henleyi from Morocco possesses a 2N = 52 and FN = 61 ♂, 62 ♀. The karyotype has 8 submetacentric and 42 acrocentric autosomes. The X is a large submetacentric and the Y is a small acrocentric chromosome (Fig. 5).

Discussion

Comparison of the chromosomal characteristics summarized in Tables 1 and 2 reveals a number of differences between our data and that reported earlier by Matthey (1952, 1953, 1954a, b, 1955), Wahrman and Zahavi (1955), Zahavi and Wahrman (1957), and Wassif et al. (1969). There is no disagreement in the diploid number reported for any species and only slight differences in features of chromosome morphology between our results and those of previous studies. However, as noted in Tables 1 and 2, karyotypes of a number of species have not been published and it is

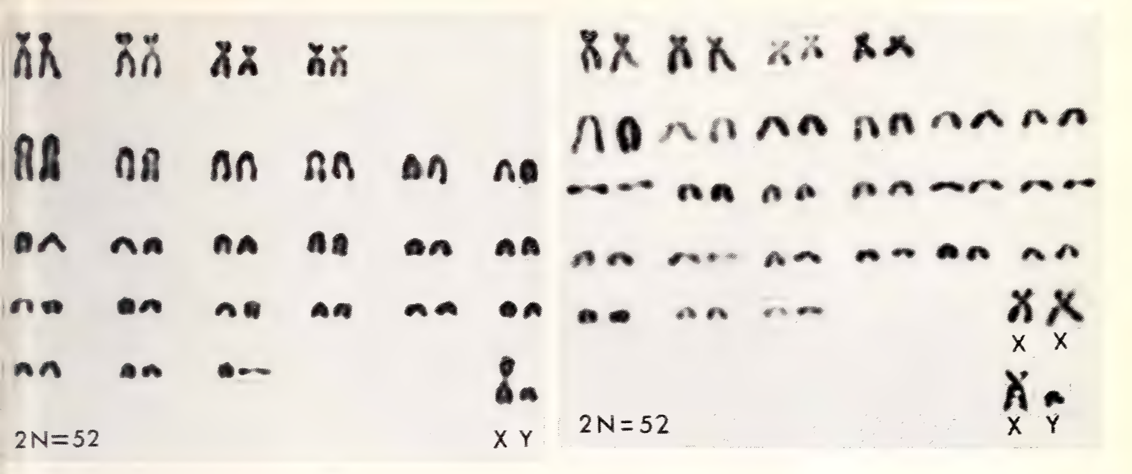


Fig. 5. Karyotypes of male *Gerbillus nanus* from Morocco: Goulimine (left) and *G. henleyi* from Morocco: Goulimine (right)

impossible to confirm whether the differences between our work and that of previous workers are real.

The diploid numbers of the 13 species of hairy-footed *Gerbillus* (= subgenus *Gerbillus)* studied to date range from 38 to 72 and the fundamental number spans 72–80. The diploid numbers of seven species of naked-footed *Gerbillus* (= subgenera *Hendecapleura* and *Dipodillus)* are 52 to 60 and the fundamental numbers are 62 to 68 (Table 1 and 2). The majority of the hairy-footed species possess 20 or more biarmed chromosomes while all of the naked-footed species seemingly show 10 or less, and numbers of acrocentric elements is the reciprocal of that for the metacentrics. These two "categories" of *Gerbillus* are distinct, so far as presently studied, only in fundamental numbers. Diploid numbers and chromosome morphology presently do not lend strong support to the concept of two or more subgenera in the genus *Gerbillus,* although G-band analyses might reveal unrecognized affinities.

It is noteworthy that two species display karyotypic uniformity over a wide range. *G. gerbillus* karyotypes are seemingly identical morphologically from Sinai, Egypt, Algeria and Morocco, a distance of over 4000 kilometers. Specimens of *G. nanus* from Pakistan, Iran, Israel und Morocco appear to have identical karyotypes across a range of more than 8000 kilometers, but material from Israel should be re-examined. Further, *G. aquilus* shows karyotype uniformity across more than 850 kilometers of range in Iran and Pakistan (Lay and Nadler, MS).

Chromosomal polymorphism has been attributed to Israeli and Algerian populations of *G. pyramidum* (Wahrman and Zahavi 1957; Zahavi and Wahrman 1957; Wahrman and Gourevitz 1972). The type locality of *G. pyramidum* is Giza Province, Egypt (cf. Ellerman and Morrison-Scott 1951). We have studied topotypical specimens of *G. pyramidum* from Abu Rawash, Giza Province, Egypt and Wassif et al. (1969) have reported on similar examples from Abu Rawash and El Faiyum to the south. These specimens have a 2N = 38, FN = 76 and all chromosomes are biarmed (Table 1, Fig. 2). The absence of polymorphism in this Egyptian material, the high and variable 2N of 50–66 of the Israeli population and the absence of any known zone of intergradation between these populations suggests that they should be considered as specifically distinct until genetic introgression is demonstrated. Matthey (1953) reported 2N = 40, FN = 78 for *G. pyramidum* from Beni Abbes, Algeria and we

Table 1

Species	Locality	2 N	Autosomes		Sex Chromosomes		FN	Reference
			M + SM	ST + A	X	Y		
G. pyramidum	Egypt: Abu Rawash	38	36		lSM	sM	76	Present paper
	Egypt: Abu Rawash and Faiyum	38	36		SM	M	76	Wassif et. al. 1969
G. aquilus	Pakistan: Nushki; Iran: Kerman	38	36		lSM	sSM	76	Lay and Nadler, MS.
G. chessmani	Iran: 16 km SW Shush	38	34	2	lM	sSM	74	Lay and Nadler, MS.
G. allenbyi	Israel: Tel Aviv	40	38		lSM	sSM	80	Present paper
	Israel: Tel Aviv[3]	40	38		?	?	80	Wahrman and Zahavi 1955
G. andersoni	Egypt: km 164 Cairo-Alexandria Rd.	40	38		mSM	sM	80	Present paper
	Egypt: Mariyut and Khatatba	40	38		?	?	80	Wassif et. al. 1969
G. sp.	Morocco: Aoreora	40	38		mM	mM	80	Lay, in press
G. sp. (= ? *tarabulli*)	Morocco: 10 km W Zagora	40	36	2	lSM	mM	78	Present paper
	Algeria[3]	40	36	2	SM	M	78	Matthey, 1952, 1953; Wahrman and Zahavi 1955
G. perpallidus	Egypt: Wadi el Natroun	40	34	4	lSM	sM	76	Present paper
G. gerbillus	Egypt: Abu Rawash; Sinai	♀ ♂ 42, 43	32	8	lSM	[1]Y_1Y_2	76, 78	Present paper
	Morocco: 10 km W Zagora	42	32	8	lSM	?	76	
	Egypt: Abu Rawash	42, 43	36—38			Y_1Y_2	79, 81	Wassif et. al. 1969
	Algeria[3]	42, 43	34	6	lSM	Y_1Y_2	81—83	Wahrman and Zahavi 1955
	Algeria	42, 43	?	?	?	Y_1Y_2	?	Matthey 1953, 1954;
G. gleadowi	Pakistan: Rahim Yar Khan	♀ ♂ 50, 51	20	28	lSM	[2]Y_1Y_2	72, 73	Lay and Nadler, MS.
G. sp.	Israel: Tel Aviv S to Gaza[3]	50–66	variable	variable	?	?	?	Wahrman and Gourevitz 1972 Wahrman and Zahavi 1955
G. hesperinus	Morocco: Essouira	58	22	34	lSM	lM	76	Lay, in press
G. sp.	Morocco: Taroudannt	72	6	64	lSM	lM	80	Lay, in press

M = metacentric, SM = submetacentric, St = subtelocentric, A = acrocentric, l = large, m = medium, s = small.
[1]Y_1 = sM, Y_2 = sSM; [2]Y_1 = mM, Y_2 lA; [3] No karyotype published.

Table 2

Species	Locality	2 N	Autosomes		Sex Chromosomes		FN	Reference
			M + SM	ST + A	X	Y		
G. nanus	Morocco: Goulimine; Iran: SW Shush, Kerman; Pakistan: Deh Amilano	52	8	42	lSM	sSM	62	Present paper; LAY and NADLER, MS.
	Israel[3]	52	10—14	36–40	?	?	62—66	WAHRMAN and ZAHAVI 1955
G. henleyi	Morocco: Goulimine	52	8	42	lSM	sA	62, 61	Present paper
	Egypt: Burg el Arab[3]	52	11—13	39—41	?	?	63, 65	WASSIF et. al. 1969
G. amoenus	Egypt: Abu Rawash, Faiyum, Wadi Natroun[3]	52	9—10	42—43	?	?	61, 62	WASSIF et. al. 1969
G. garamantis	Algeria[3]	54	?	?	lSM	lSM	?	MATTHEY 1954
G. dasyurus	Egypt: Cairo-Suez Road[3]	60	9—10	50—51	?	?	69, 70	WASSIF et. al. 1969
	Sinai: St. Catherines Monastery	60	8	52	?	?	68	LAY and NADLER, MS.
	Sinai: Monastery[3]	60	6—8	52—54	?	?	66, 68	WAHRMAN and ZAHAVI 1955
G. simoni	Egypt: Burg el Arab, Western Desert[3]	60	8—10	50—52	?	?	68, 69	WASSIF et. al. 1969
G. campestris	Morocco: Essouira, Taroudannt	56	10	44	mM	sA	68	Present paper
	Morocco: 29 km SW Goulimine	57/58	9/10	46/48	mM	?sA	68	Present paper
	Egypt. Qara, Siwa Oasis[3]	56	13—15	41—43	?	?	69, 71	WASSIF et. al. 1969
	Algeria: Beni Abbes[3]	56	?	?	SM	SM	?	MATTHEY 1953

Abbreviations as in Table 1

obtained identical karyotypes for a specimen from eastern Morocco. The karyotypic differences between these specimens and topotypical *G. pyramidum* are complex and outlined under results and in Figure 2. Several morphological features distinguish crania of these two populations: tympanic and mastoid components of the auditory bullae are distinctly less voluminous in *G. pyramidum;* the anterior end of the basioccipital contacts the medial walls of both tympanic bullae and is relatively narrower in the Algeria-Morocco sample; the posterior palatine foramina are shorter and more constricted in the Algeria-Morocco sample; the nasal-frontal bone contact is broad in *G. pyramidum* and narrow in the Algeria-Morocco sample. These combined differences suggest that the Algeria-Morocco sample is not conspecific with *G. pyramidum.* Resolution of this problem will require additional study. We are presently unable to determine what available scientific name, if any, should be used in reference to this population. Comparison of our specimens with the types and samples of *G. pyramidum tarabulli* Thomas, 1902, *G. hirtipes* Lataste, 1882 and *G. riggenbachi* Thomas, 1903 in the British Museum suggests that the Algeria-Morocco population is morphologically most like *G. p. tarabulli* and that *G. hirtipes* and *G. riggenbachi* should each be regarded as distinct species. Ellerman's (1940) concept of *G. pyramidum* as a polymorphic species occuring widely across North Africa is questionable and should be carefully re-evaluated.

G. campestris shows 2N = 56 in samples from Egypt, Algeria and Morocco (Table 1). Our observations on chromosome morphology differ considerably from those described by Wassif et al. (1969) who did not publish a karyotype. It is possible that they have identified certain acrocentric chromosomes as metacentric elements as their karyotypes reveal was done in the case of *G. gerbillus.* Matthey's (1953) identification of both sex chromosomes as submetacentric is based on sectioned material. Our data suggest that the Y is an acrocentric element. Chromosomal polymorphism of a centric fusion/fission type was noted in specimens from 20—29 km SW Goulimine, Morocco. The Robertsonian rearrangement involves one or two pairs of submetacentric autosomes. One specimen has a 2N = 56 containing 10 submetacentric and 44 acrocentric autosomes, five animals show 2N = 57 with 11 submetacentrics and 46 acrocentric autosomes, two examples display 2N = 58 with 8 submetacentric and 48 autosomes. This is the second known case of polymorphism in *Gerbillus.*

Our data show that the karyotypes of *G. nanus* and *G. henleyi* differ only in the morphology of the Y chromosomes. The karyotype of *G. amoenus* is apparently very similar to that of *G. henleyi* (Wassif et al. 1969) and the karyotypes of *G. dasyurus* and *G. simoni* are nearly identical. Thus, six naked-footed species studied cytologically are readily distinguished using skin and skeletal characters but these species show relatively little chromosomal divergence; the taxonomic status of the seventh species, *G. garamantis,* is unclear and may represent *G. nanus,* but this view espoused by Petter (1961) is undocumented. Among the hairy-footed species *G. allenbyi* and *G. andersoni* are morphologlically and karyotypically very similar. The only karyotypic difference detected by our techniques is an apparent dissimilarity of the X chromosomes (Fig. 1). Less morphological (skin and skeletal) and more chromosomal diversity is characteristic of the hairy-footed species. Perhaps the disjunct nature of many of the restricted sandy habitats ocupied by closely related hairy-footed *Gerbillus* species promotes genetic variation, possibly due to founder effects, that is reflected more in the karyotypes than in skeletal and external phenotypes.

Karyotypes are useful in distinguishing species of *Gerbillus,* especially when employed in conjunction with skeletal and external characters. The karyotypic diversity of the hairy-footed species suggests that the widely employed taxonomy of Ellerman and Morrison-Scott (1951) has underestimated the taxonomic diversity

of these rodents. In depth modern studies of the evolutionary biology of *Gerbillus* populations are required to interpret the observed cytogenetic differences and to elucidate the systematics of this genus. Future work would be enhanced by utilization of chromosomal banding techniques and attempts to establish interspecific chromosomal homologies. Such an approach could help to establish the pathways of chromosomal evolution and taxonomic relationships in *Gerbillus*.

Summary

Pertinent previous chromosomal data concerning the genus *Gerbillus* are reviewed. Karyotypes of *G. allenbyi, G. perpallidus, G. nanus, G. henleyi, G. dasyurus, G. campestris* and *G.* sp. (= ? *tarabulli)* are published for the first time. The karyotypes of *G. gerbillus, G. nanus* and *G. aquilus* are shown to be uniform over wide areas within their ranges. A Robertsonian chromosomal polymorphism is described in specimens of *G. campestris* from Morocco. Evidence is presented which shows that the diploid numbers within the chromosomally polymorphic population described by ZAHAVI and WAHRMAN (1957) and WAHRMAN and GOUREVITZ (1972) differ significantly from that of topotypic *G. pyramidum*. The data suggest that the Israel population and the Algeria population of ZAHAVI and WAHRMAN (1957) and *G. pyramidum* should each be considered as distinct species, pending in-depth future studies. Cytological data from six of the approximately 30 naked-footed and 13 of an estimated 20 hairy-footed *Gerbillus* species do not support the recognition of subgenera or the division of these rodents into two genera.

Zusammenfassung

Chromosomen einiger Arten von Gerbillus (Mammalia: Rodentia)

Die Studie gibt einen Überblick über bisher vorliegende Daten zur Chromosomenstruktur einzelner Arten der Gattung *Gerbillus*. Zusätzlich werden Karyotypen von *G. allenbyi, G. perpallidus, G. nanus, G. henleyi, G. dasyurus, G. campestris* und *G. tarabulli* erstmalig hier veröffentlicht. *G. gerbillus, G. nanus* und *G. aquilus* erweisen sich über große Bereiche ihres Verbreitungsgebietes in den Karyotypen als gleichförmig. Robertsonscher Chromosomen-Polymorphismus wird bei Exemplaren von *G. campestris* aus Marokko beschrieben. Auch ZAHAVI und WAHRMAN (1957) und WAHRMAN und GOUREVITZ (1972) machen Angaben über chromosomen-polymorphe Populationen. Nunmehr wird festgestellt, daß sich die Diploidzahlen dieser Populationen ganz erheblich von denen der topotypischen Art *G. pyramidum* unterscheiden. Bis auf vertiefte künftige Studien sind den Daten zufolge wahrscheinlich die israelischen und die algerischen Populationen von ZAHAVI und WAHRMAN (1957) wie auch *G. pyramidum* als verschiedene Arten zu führen. Cytologische Angaben von 6 der ca. 30 nacktfüßigen und von 13 der ca. 20 haarfüßigen *Gerbillus*-Arten rechtfertigen weder die Anerkennung verschiedener Untergattungen noch die systematische Einteilung dieser Nagetiere in zwei Gattungen.

Acknowledgements

We gratefully acknowledge the following persons who provided certain of the animals used in this study: HARRY HOOGSTAAL; EMMET HOOPER; EVIATAR NEVO; HENRY SETZER. We are indebted to WILLIAM and JANICE STREET for funds for part of this research. Prof. ROSS HALL, German Department of the Univeirsity of North Carolina, generously provided the German summary.

References

ELLERMAN, J. R. (1940): The families and genera of living rodents. Brit. Museum (Nat. Hist.) Publ., London.

ELLERMAN, J. R.; MORRISON-SCOTT, T. C. S. (1951): Checklist of Palaeartic and Indian Mammals. Brit. Museum (Nat. Hist.), London.

LATASTE, F. (1880): Mammiferes nouveaux d'Algerie. Le Naturaliste p. 313.

— (1881): Mammiferes nouveaux d'Algerie. Le Naturaliste 492—494, 497—500, 506—508.

— (1882): Mammiferes nouveaux d'Algerie. Le Naturaliste 21—23, 27—28, 36, 69—70, 77—78, 83—85, 101—102, 126—127.

Matthey, R. (1952): Chromosomes sexuels multiples chez un Rongeur *(Gerbillus pyramidum* Geoffrey). Archiv der Julius-Klaus-Stiftung **27**, 163—166.
— (1953): Les chromosomes des Muridae. Rev. Suisse de Zool. **60**, 225—279.
— (1954a): Recherches sur les chromosomes des Muridae. Caryologia Pisa **6**, 1—44.
— (1954b): Un cas nouveau de chromosomes sexuels multiples dans le genre *Gerbillus* (Rodentia-Muridae-Gerbillinae) Experientia **11**, 464—5.
— (1955): Cytologie comparee et taxonomie chez les Microtinae. Rev. Suisse de Zool. **62**, 163—206.
Nadler, C. F.; Lay, D. M. (1967): Chromosomes of some species of *Meriones*. Z. Säugetierkunde **32**, 285—291.
Petter, F. (1959): Evolution du dessin de la surface d'usure des molaires des gerbillides. Mammalia **23**, 304—315.
— (1961): Repartition geographique et ecologie des rongeurs desertiques de la region palaearctique. Mammalia supplement.
Wahrman, J.; Gourevitz, P. (1972): Extreme chromosomal variability in a presumptive colonising [sic] rodent. Proc. Jerusalem Chromosome Conference p. 20.
Wahrman, J.; Zahavi, A. (1955): Cytological contributions to the phylogeny and classification of the rodent genus *Gerbillus*. Nature **175**, 600—602.
— (1958): Cytogenetic analysis of mammalian sibling species by means of hybridization. Proc. X Int. Cong. Genetics **2**, 304—305.
Wassif, K.; Lufty, R. G.; Wassif, S. (1969): Morphological cytological and taxonomical studies of the rodent genera *Gerbillus* and *Dipodillus* from Egypt. Proc. Egypt., Acad. Sci. **22**, 77—97.
Zahavi, A.; Wahrman, J. (1957): The cytotaxonomy, ecology and evolution of the gerbils and jirds of Israel (Rodentia: Gerbillidae). Mammalia **21**, 341—380.

Authors' addresses: Douglas M. Lay, Department of Anatomy, School of Medicine, University of North Carolina, Chapel Hill, North Carolina 27514; Kirk Agerson, School of Medicine, University of Michigan, Ann Arbor, Michigan 48104; Charles F. Nadler, Department of Medicine, Northwestern University Medical School, 311 East Chicago Avenue, Chicago, Illinois 60611

Über die Wehentätigkeit des Kaninchens

Eine elektrophysiologische Studie der Uterusaktivität und eine Theorie über die Auslösung des Geburtsbeginns

Von C. Naaktgeboren, C. H. Kroon und A. G. Schoof

Arbeitsgruppe für Vergleichende Geburtskunde — Amsterdam

Eingang des Ms. 31. 10. 1974

1. Einleitung

Obwohl das Kaninchen schon seit dem Beginn der experimentellen Forschungsmethoden in der Biologie und Medizin eines der am häufigsten gebrauchten Versuchstiere ist und besonders in der geburtskundlichen Forschung sehr oft benutzt wird, sind in der Literatur nur spärliche Angaben über die normale Geburt vorhanden. Viele

Z. Säugetierkunde 40 (1975) 150—172

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Autoren, die über die Physiologie der Uteruskontraktionen bei der Geburt arbeiten, haben die normale Geburt noch nie beobachtet und Untersuchungen über die spontanen Veränderungen im Kontraktionsmuster des Uterus vor, während und nach der Geburt sind sehr selten. Die normale Geburt wurde von NAAKTGEBOREN (1963, 1971) beschrieben und im Film dargestellt, während die Uteruskontraktionen mit Hilfe intra-uteriner Druckmessung von CARTER, NAAKTGEBOREN und VAN ZON-VAN WAGTENDONK (1971) untersucht und in Zusammenhang mit dem normalen Geburtsverhalten des freibeweglichen Tieres diskutiert wurden. Die Uterusmotilität vor, während und nach der Geburt wurde ebenfalls mit kinematographischen Methoden studiert und in der Encyclopaedia cinematographica veröffentlicht (CARTER und NAAKTGEBOREN 1970; NAAKTGEBOREN und CARTER 1971 a, b, c). Es hat sich aber gezeigt, daß elektrophysiologische Methoden zur Registrierung von Uterusaktivität viele ergänzende Informationen liefern können, außerdem ist es möglich, während längerer Zeit mit ein und demselben Versuchstier zu arbeiten. Die Methodik, die für unsere Untersuchungen angewandt worden ist, wurde von NAAKTGEBOREN (1974) eingehend beschrieben, und die Vorteile wurden diskutiert. Es wird in dieser Arbeit auf eine ausführlichere Literaturübersicht verzichtet; wir verweisen diesbezüglich auf die oben erwähnten Veröffentlichungen unserer Arbeitsgruppe und auf die Diskussion der vorliegenden Arbeit. Zum Vergleich der Geburt des Kaninchens mit der anderer Säuger sei auf das Buch von NAAKTGEBOREN und SLIJPER (1970) hingewiesen.

In dieser Arbeit werden wir vor allem Ergänzungen zu den oben erwähnten Arbeiten beschreiben und die Ergebnisse im Lichte anderer Literaturangaben und früherer eigener Befunde diskutieren.

2. Material und Methoden

Wir haben von 30 Kaninchen verschiedener Rassen, hauptsächlich aber große Tiere (Gewicht 4 bis 6 kg), über 300 Registrierungen gemacht. Die Tiere wurden mit Nembutal anaesthetisiert, und weiter wurde während der Operation Fluothane angewandt. Es werden vier Paare Silberelektroden auf das Myometrium genäht. Die Elektroden sind mittels in Silastic eingebetteten Kabeln mit einer Steckdose verbunden. Die Steckdose wird in der Nackenhaut implantiert, und die Kabel verlaufen unter der Haut. In der Regel erfolgte die Operation etwa eine Woche vor dem berechneten Geburtstermin. Am Tag nach der Operation verhalten die Tiere sich wieder völlig normal. Zur Registrierung kann man die auf der Uteruswand befindlichen Elektroden mit den Universalverstärkern verbinden, indem man den Stecker des Kabels vom Registriergerät in die Steckdose im Nacken des Tieres steckt. Die

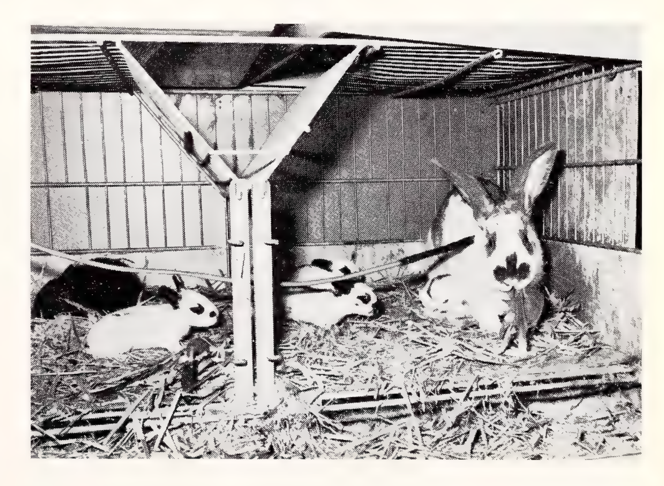


Abb. 1. Kaninchen während des Registrierens der Uterusaktivität. Das Tier hat seine Jungen erfolgreich aufgezogen

elektrischen Begleiterscheinungen der Uteruskontraktionen können dann, ohne die Tiere in ihrem Verhalten zu stören, auf einen Papierrecorder geschrieben werden (Abb. 1). Während des Registrierens wird das Tier genau beobachtet, und die Beobachtungen werden auf dem Registrierpapier notiert. Auf diese Weise ist es möglich, die Zusamenhänge zwischen Verhalten und Uterusphysiologie zu untersuchen. Etwaige Störungen durch Erschrecken usw. können von der Auswertung ausgeschlossen und getrennt studiert werden. Der Anschluß am Anfang der Registrierung verursacht bei vielen Tieren eine psychogene Veränderung der Uterusmotilität. Es ist daher nötig, mindestens eine Stunde zu registrieren. Das normale Muster ist erst dann zu erkennen (Naaktgeboren und Bontekoe 1975). Die Methode ist für die Tiere harmlos. Sie sind imstande, ihre Jungen normal zu gebären und aufzuziehen.

Es sei hier noch kurz auf die Interpretation der Registrierungen eingegangen. Eine tiefergehende Diskussion wurde von Naaktgeboren (1974) gegeben. Dem Kontraktionsvorgang der Muskelzelle geht eine Depolarisierung an der Zellmembran voraus. Die Aktionspotentiale mehrerer Zellen werden von den Elektrodenpaaren aufgenommen. Die registrierten Ausschläge sind also nicht die Aktionspotentiale selbst, sondern sie stellen ein Summationsbild dar. Eine Reihe von Ausschlägen (Train) deutet eine Kontraktion an. Das elektrische Phänomen ist während der Druckzunahme und während der Plateauphase der Kontraktion zu registrieren. Die Druckabnahme erfolgt ohne elektrische Begleiterscheinungen. Indem man Elektroden auf beiden Uterushörnern anbringt, kann man die Abwechslung zwischen beiden Hörnern studieren, und wenn man mehrere Elektroden an verschiedenen Stellen auf einem Horn befestigt, kann man die Richtung und Fortleitung der Kontraktionen sowie etwaige Unterschiede der Motilität an verschiedenen Stellen des Uterus studieren. In den Abbildungen der Registrierungen sind die Stellen, wo sich die Elektroden befinden, eingezeichnet worden, um die Interpretation zu erleichtern.

3. Ergebnisse

Der Uterus des Kaninchens ist ruhig während der zweiten Hälfte der Trächtigkeit. Wenn überhaupt elektrische Aktivität registriert wird, so besteht diese höchstens aus vereinzelten Spikes, aber koordinierte Aktivität in Form von Trains kommt nicht vor (Abb. 2).

Erst zwei Tage vor der Geburt treten manchmal kurze Trains auf (Abb. 3), und zur Geburt hin nehmen diese in Länge und Frequenz zu. Das Bild ist noch sehr unregelmäßig, und auch Einzelspikes sind in den Pausen noch zu finden. Am letzten Tag vor der Geburt kommen die kleineren Trains öfters gruppiert vor (Abb. 4), was mit den mehrgipfeligen Druckschwankungen, die Carter et al. (1971) beschrieben haben, übereinstimmen dürfte. Während dieser Zeit findet der Nestbau statt. Die Austreibung fängt meistens sehr plötzlich an und wird oft durch eine kontinuierliche, 1 bis 2 Min. anhaltende Aktivität markiert. Dann folgt ein Muster größter Regelmäßigkeit mit ziemlich langen, sehr gut koordinierten Kontraktionen (Abb. 5). Nach der Austreibung nimmt die Frequenz der Kontraktionen allmählich ab und manchmal kommt es zur völligen Ruhe. Nach einiger Zeit wird der Uterus wieder aktiv, aber die Kontraktionen der Nachgeburtszeit sind weniger frequent, dauern länger und haben eine geringere Fortleitungsgeschwindigkeit als jene, die während der Austreibung vorkommen. Die Abb. 2–5 zeigen einige Beispiele von Registrierungen der Uterusaktivität.

Wenn man die Registrierung betrachtet, kann man das Bild des Aktivitätsmusters als regelmäßig bis sehr regelmäßig, ziemlich regelmäßig oder unregelmäßig bis ruhig beschreiben. Regelmäßige Aktivität tritt erstmals am Tag vor der Geburt auf. Die

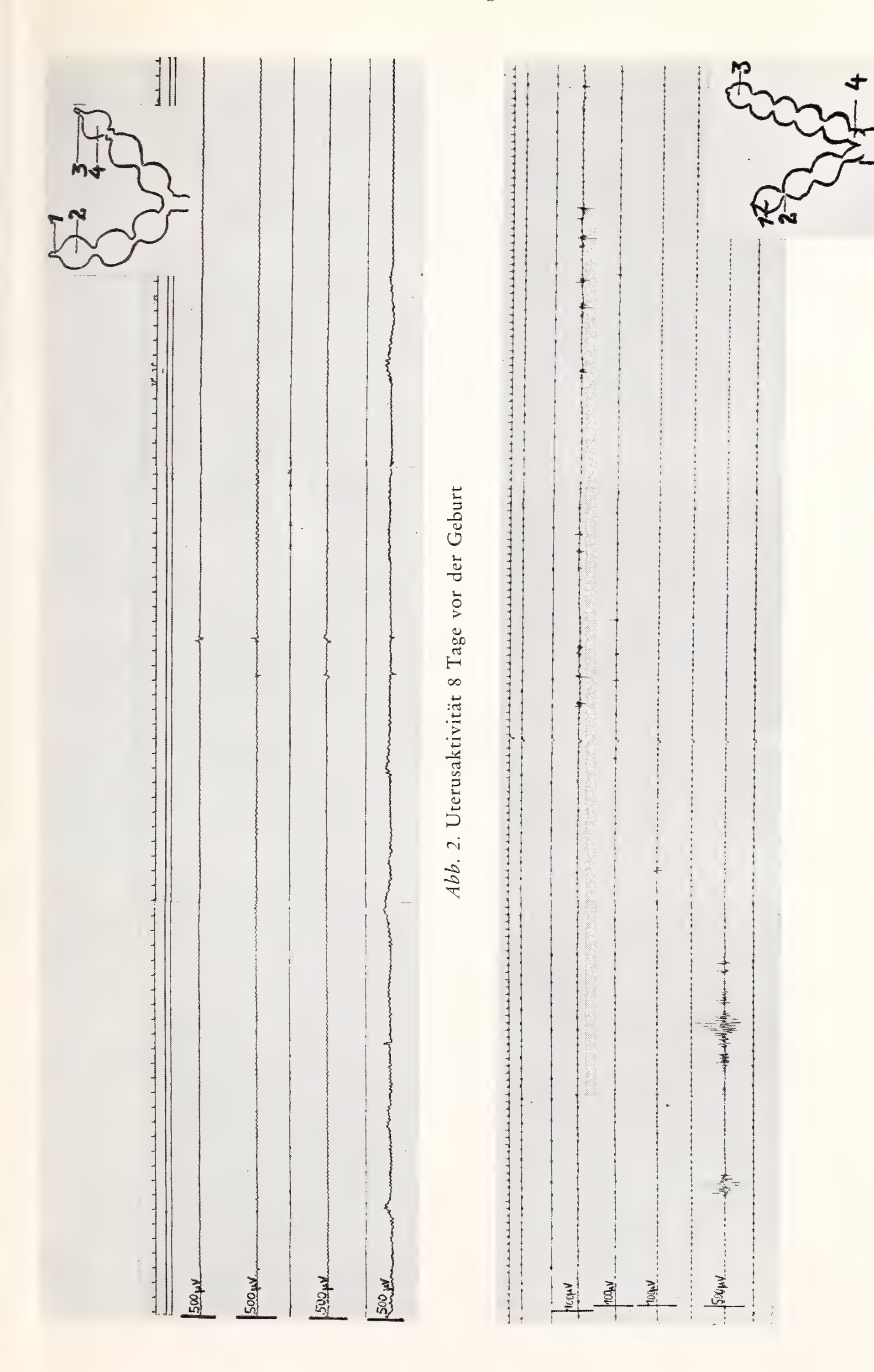


Abb. 2. Uterusaktivität 8 Tage vor der Geburt

Abb. 3. Uterusaktivität $1^1/_2$ Tage vor der Geburt

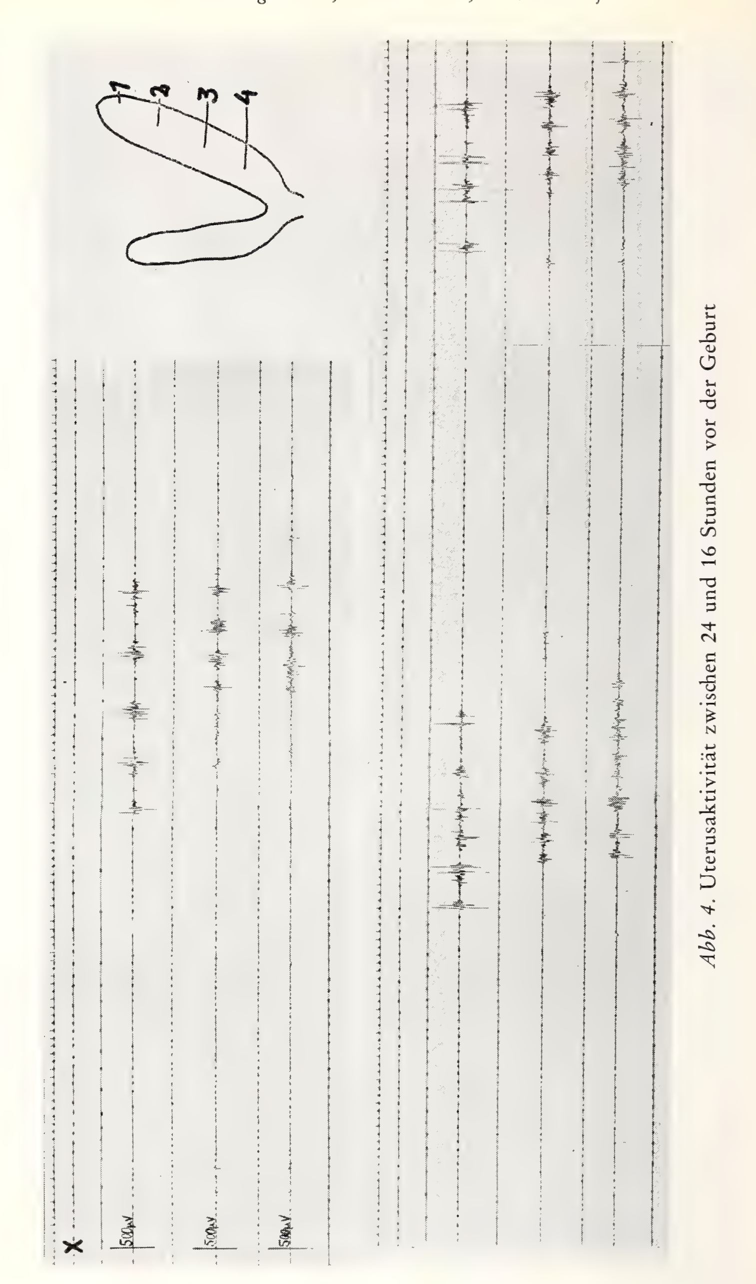


Abb. 4. Uterusaktivität zwischen 24 und 16 Stunden vor der Geburt

maximale Frequenz dieses Musters wird während der Austreibung und kurz nach der Geburt erreicht. Während der Austreibung und am 1. Tag post partum ist das Muster am regelmäßigsten. In den nächsten zwei Wochen nimmt die Regelmäßigkeit allmählich ab, und das Muster wandelt sich in das der ziemlich regelmäßigen Aktivität um.

Diese kommt manchmal auch am letzten Tag vor der Geburt vor. Sehr unregelmäßige Aktivität und Ruhe findet man vorwiegend mehr als zwei Tage vor der Geburt und länger als eine Woche post partum. In Abb. 6 ist die Frequenz der Aktivi-

tätsmuster anhand der Ergebnisse von 12 Tieren graphisch dargestellt. Die bisher erwähnten Befunde stehen in gutem Einklang mit den Beschreibungen, die wir anhand intra-uteriner Druckmessungen gemacht haben (CARTER et al. 1971). Um die Aktivitätsäußerungen des Myometriums an den verschiedenen Zeitpunkten vor, während und nach der Austreibung objektiv vergleichen zu können, haben wir die Dauer der elektrischen Aktivität gemessen und diese Werte umgerechnet in Sekunden Aktivität pro 10 Minuten.

In Abb. 7a sind diese Werte von Kaninchen XXVIII eingetragen. Bis kurz vor der Austreibung bleiben die Werte sehr niedrig. Während der Austreibung stellt man eine mehr als zehnfache Zunahme eindeutig fest. Eine Stunde nach der Geburt hat die Aktivität schon wieder stark abgenommen. In Abb. 7b ist in einer Fläche der Bezirk gezeigt, wo die Aktivitätswerte (in Sek. pro 10 Min.) von 5 Tieren während der letzten 2 Tage vor der Geburt und z. Z. der Geburt bis eine Stunde nach der Geburt liegen. Insgesamt liegen für dieses Gebiet 134 Beobachtungen vor. Es sind nur Daten von den Elektroden eingetragen, die sich auf den Uterushörnern befanden. Daten von Elektroden, die sich auf der Cervix befanden, wurden für diese Darstellung nicht berücksichtigt. Wie der Aktivitätswechsel zur Zeit der Geburt genau stattfindet, geht aus Abb. 8a hervor. Die Zeitachse ist hier stärker gedehnt als in Abb. 7, aber die Aktivitätswerte sind hier auch in Sek. pro 10 Min. angegeben, obwohl über kürzere Zeitspannen gemessen und deswegen in der graphischen Darstellung eingetragen worden ist. Es ist klar, daß die Aktivität bis sehr kurz vor der Geburt gering bleibt (Abb. 5, die die Registrierung desselben Tieres zeigt). Plötzlich erfolgt eine explosive Aktivitätszunahme. Dieser Gipfel (600 Sek./10 Min.) deutet die kontinuierliche Aktivität am Anfang der Austreibungsphase an. Schon während der Austreibungsphase nimmt die Aktivität pro Zeiteinheit ab. Dies erfolgt für die beiden Hörner nicht immer gleichzeitig (Abb. 8b). In der nächsten halben Stunde erfolgt allmählich eine weitere Abnahme der Aktivität. Aus Abb. 8a geht ebenfalls hervor, daß die Aktivität des Cervix niedriger ist als jene am Uterushorn, ausgenommen im Moment der Austreibung.

Während der Austreibungsphase kommen meistens 3, manchmal sogar 4 Trains pro Minute vor. Während der ersten Stunde nach der Geburt nimmt dies bis zu etwa einer Kontraktion pro Minute ab. Auch die Dauer der Kontraktionen wechselt. Während der letzten 2 Wochen der Trächtigkeit bis 2 Tage vor der Geburt ist der Uterus ruhig und höchstens gelegentlich kommen sehr kurze Trains, mit einer Dauer von etwa 3 Sekunden vor. Von zwei Tagen vor der Geburt bis unmittelbar vor der Austreibung kommen diese kurzen Trains noch vor, aber auch längere Trains werden registriert. Während der Austreibung ist die mittlere Dauer der Trains etwa 12 Sekunden. Unmittelbar nach der Geburt weisen die meisten Trains noch eine Dauer zwischen 10 und 15 Sek. auf, aber am 1. Tag post partum bilden längere Trains keine Ausnahme mehr. Die längste Dauer der Trains stellt man $1^1/_2$ bis 2 Tage post partum am häufigsten fest. In den nächsten Tagen nimmt die Dauer der Trains wieder ab. Die Werte der Dauer der Trains schwanken erheblich (Abb. 9). Die mittlere Dauer der Trains z. Z. der Geburt zeigt ein ziemlich regelmäßiges Bild (Abb. 10) Die sehr niedrigen Werte steigen plötzlich bis 60 Sek. an. Dies deutet den explosiven Beginn der kontinuierlichen Aktivität an. Dann erfolgt eine Abnahme auf etwa 12 Sek. Es ist klar, daß die Cervix sich völlig anders verhält als die Uterushörner. Die Trains weisen außer ihrer Dauer auch Unterschiede bezüglich der Dichte der Spikes auf.

Es hat sich herausgestellt, daß diese Unterschiede mehr oder weniger mit der Form der Spikes korreliert sind. Wie oben schon erwähnt wurde, stellen die Spikes ein Summationsbild dar. Je mehr die Zellen synchron feuern, je schärfer wird das Bild der registrierten Spikes; feuern sie aber nicht gleichzeitig, so entstehen mehrgipfelige Spikes. Ebenso ist die Amplitude beim synchronen Feuern meistens höher. Die Form

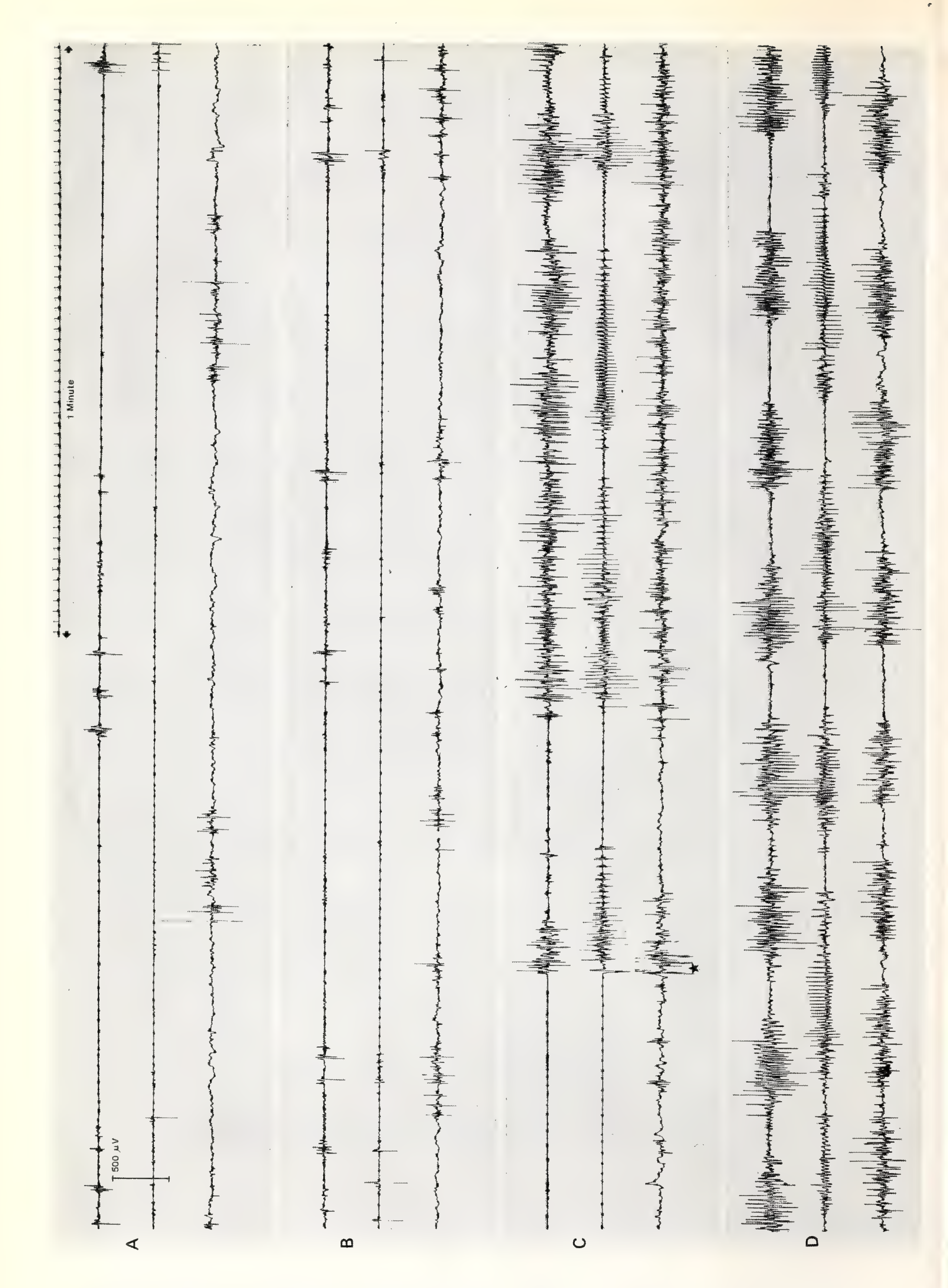
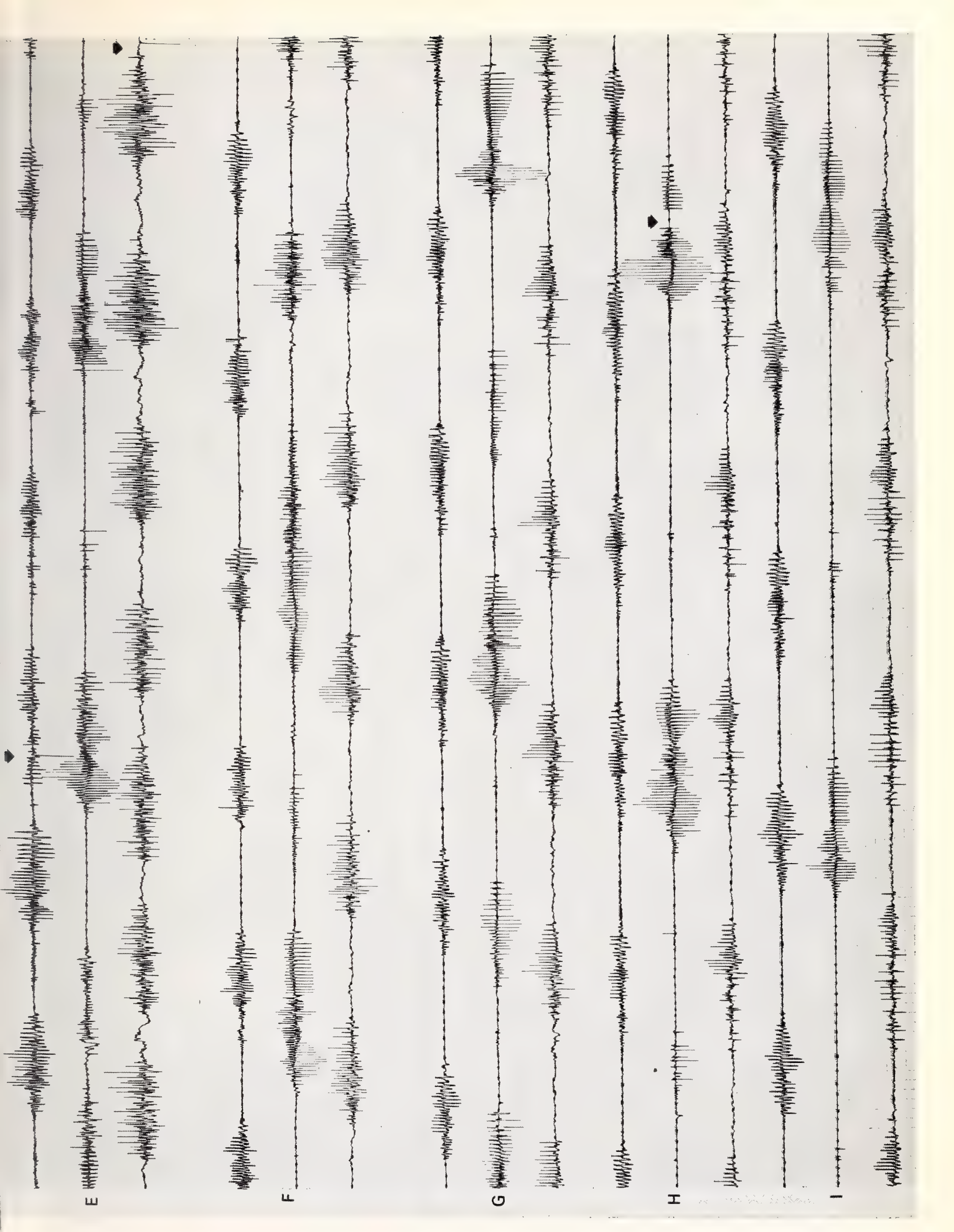


Abb. 5 (linke und rechte Seite). Kontinuierliche Registrierung (Dauer 18 Min.) während der Geburt. In A ist ein Maßstab zu 500 µV gegeben. In E und H sind bei den Pfeilen die entsprechenden Kanäle auf 1000 µV umgeschaltet worden. A, B = hecheln; C = Beim * richtet das Tier sich auf und fängt an sich die Brust zu lecken. Fast sofort folgt eine langdauernde



kontinuierliche Uterusaktivität. D = Lecken der Genitalgegend; E, F, G = häufiges Lecken der Genitalien und Pressen. Es sind Neugeborene unter der Mutter sichtbar; H = Geburt beendet, I = Die Jungen versuchen im Pelz der Mutter die Zitzen zu finden. Die Stellen, an denen sich die Elektroden am Uterus befinden, sind in Abb. 8 A und 10, wo diese Registrierung quantitativ dargestellt ist, angedeutet.

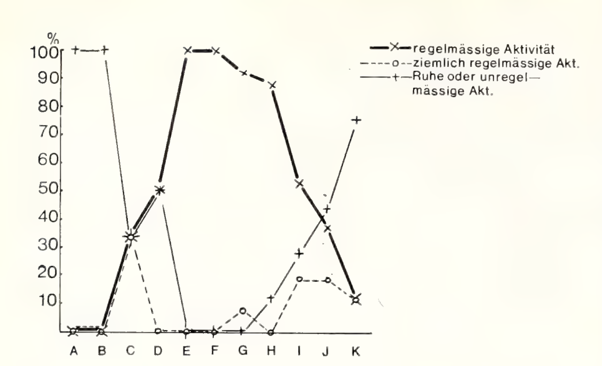


Abb. 6. Frequenz des Vorkommens der verschiedenen Aktivitätsmuster (siehe Text). A = 13—3 Tage vor der Geburt; B = 2—1½ Tage vor der Geburt; C = 24—1 Stunde vor der Geburt; D = Nestbauphase; E = Austreibungsphase; F = unmittelbar post partum; G = 1 bis 24 Stunden nach der Geburt; H = 1½—2 Tage nach der Geburt; I = 3—6 Tage nach der Geburt; J = 7—16 Tage nach der Geburt; K = 17—44 Tage nach der Geburt.

Abb. 7 A (oben). Elektrische Aktivität des Uterus (Kaninchen XXVIII) vor, während und nach der Geburt (Sek./10 Min.). Die Zeitachse ist zwischen 1. und 2. Pfeil in Einheiten zu je 2 Stunden unterteilt, zwischen 2. und 3. Pfeil zu je ½ Stunde. P = Austreibungsphase. — *Abb. 7 B (unten).* Bereich der Aktivität des Uterus vor, während und nach der Geburt, worin 134 Beobachtungen von 5 Tieren liegen (siehe Text).

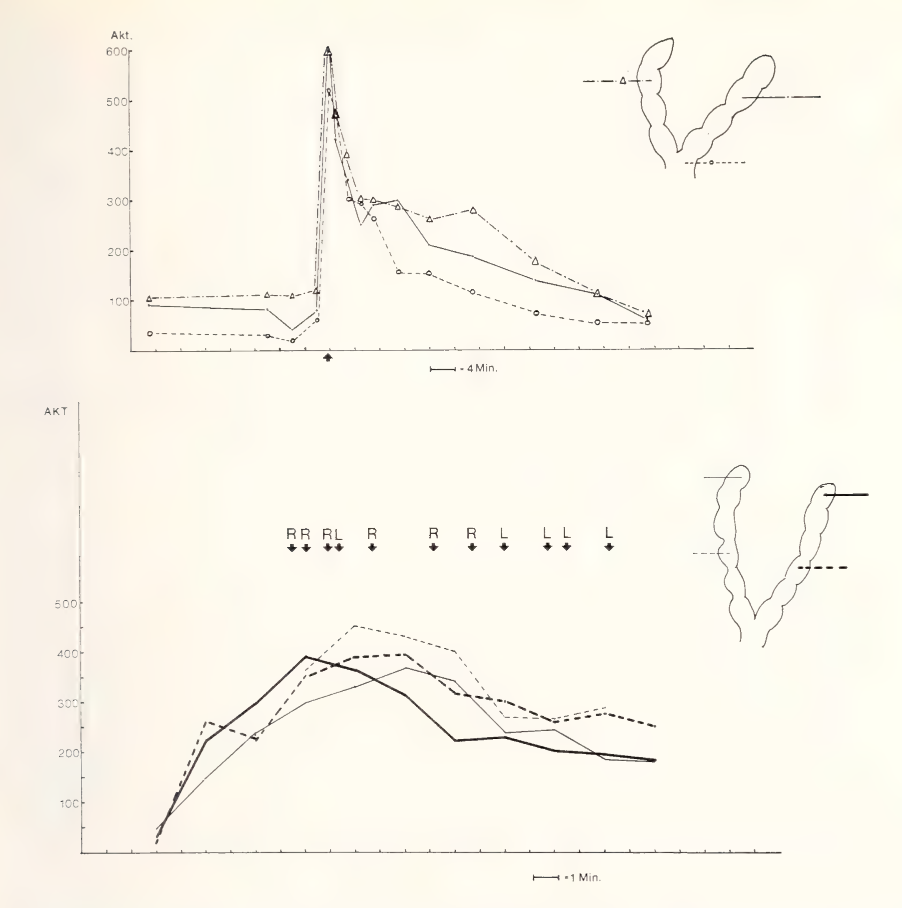


Abb. 8 A (oben): Aktivität des Uterus (Sek./10 Min.) kurz vor, während und nach der Austreibung. Beim Pfeil fängt die Austreibung explosionsartig an (Vergl. Abb. 5). — *Abb. 8 B (unten):* Aktivität während der Austreibungsphase. Pfeile: Junge werden ausgetrieben aus dem rechten (R) oder linken (L) Uterushorn. Der Höhepunkt der Aktivität des linken Hornes ist etwas später als der vom rechten Horn. Schon vor dem Ende der Austreibung nimmt die Aktivität ab

und die Amplitude sind also Andeutungen des Ausmaßes an Synchronität des kontraktilen Geschehens im Myometrium. Je mehr die benachbarten Zellen gleichzeitig erregt werden und feuern, um so besser sind die Kontraktionen koordiniert. In Tab. 1 sind die Angaben bezüglich Anzahl Spikes pro Sekunde, Form der Spikes und Amplitude von einem Tier (Kaninchen VI) eingetragen.

Aus diesen Angaben, die durch Befunde an anderen Tieren bestätigt worden sind, geht unseres Erachtens hervor, daß die Koordination der Muskelaktivität im Myometrium während der Austreibungsphase maximal ist. Auch die Reizleitungsgeschwindigkeit erreicht dann einen Maximalwert, wie unten noch weiter zu besprechen sein wird. Zu dieser Zeit stellt man auch die höchste Anzahl Spikes pro Sekunde fest. Nur während der Austreibung kommen 3 bis 6 Spikes pro Sekunde vor. In der ersten Stunde nach der Geburt sinkt dies schon auf 1—2 Spikes pro Sekunde ab. Die Amplituden der elektrischen Signale erreichen während der letzten zwei Wochen der Trächtigkeit (13—1$^{1}/_{2}$ Tage vor der Geburt) niemals Werte, die höher als 100 μV sind. Am

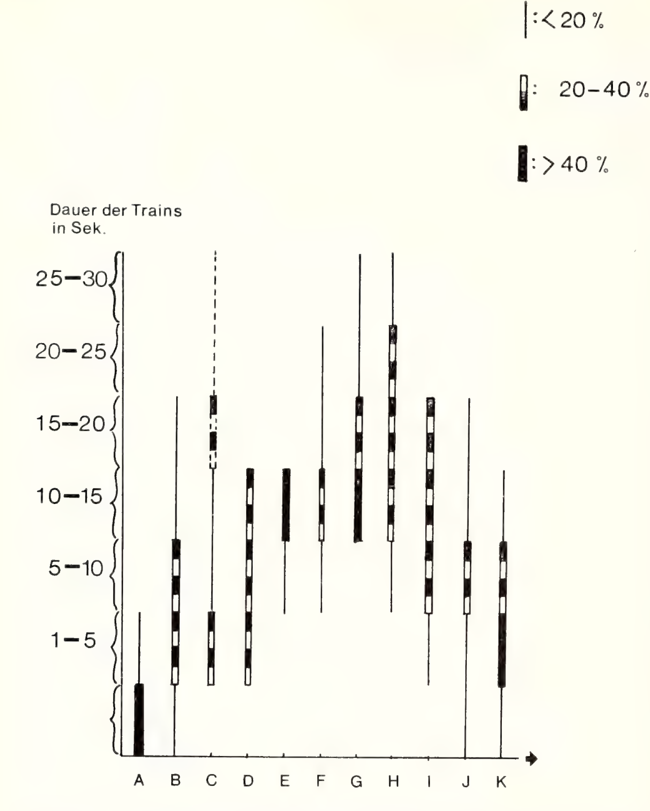


Abb. 9. Dauer der Trains und Frequenz des Vorkommens von Trains verschiedener Längen. A—K wie in Abb. 6. (Siehe Text)

letzten Tag vor der Geburt werden die Amplituden höher: 24—16 Stunden vor der Geburt erreichen sie Werte von 200 μV und von dann bis zur Geburt 250 μV und ausnahmsweise bis zu 400 μV. Während der Geburt sind die Amplituden bis zu 500 μV, und dies bleibt so während der ersten Stunden nach der Geburt. Die Amplituden sinken rasch ab, und 8—24 Stunden nach der Geburt überschreiten sie nur selten Werte von 200 μV, obwohl ausnahmsweise Amplituden bis zu 750 μV in dieser Periode gemessen wurden. In den nächsten Tagen werden nur noch Amplituden von weniger als 100 μV festgestellt. Bei den Tieren, die vor dem erwarteten Geburtstermin (früher als am 30. Tag) ihre Jungen zur Welt brachten, stellten wir erheblich höhere Amplituden fest. Am Tag vor der Geburt wurden hier Werte bis zu 625 μV gefunden, während und nach der Geburt bis zu 1500 μV. Auch in den nächsten Tagen wiesen diese Tiere höhere Amplitudenwerte auf als die Tiere, die am 30. Tag oder später geworfen hatten (Abb. 11).

Die Kontraktionswellen werden meistens erst während der letzten 24 Stunden vor

Tabelle 1

Daten über Anzahl, Form und Amplitude der Spikes bei Kaninchen VI

(Erklärung im Text)

Zeitpunkt	Anzahl Spikes pro Sekunde	Amplitude	Form der Spikes
1½ Tag vor der Geburt	1—3	50 μV (25— 75)	mehrgipfelig
24—16 Stunden vor der Geburt	2—3	50 μV (25—100)	mehrgipfelig
4 Stunden vor der Geburt (Nestbau)	4	75—150 μV	manchmal regelmäßig
Austreibung	3—6	250—400 μV	sehr regelmäßig
2 Tage post partum	1—2	150—200 μV	häufig regelmäßig
3 Tage post partum	1—2	75—150 μV	häufig regelmäßig
4 Tage post partum	1	70—100 μV	mehrgipfelig

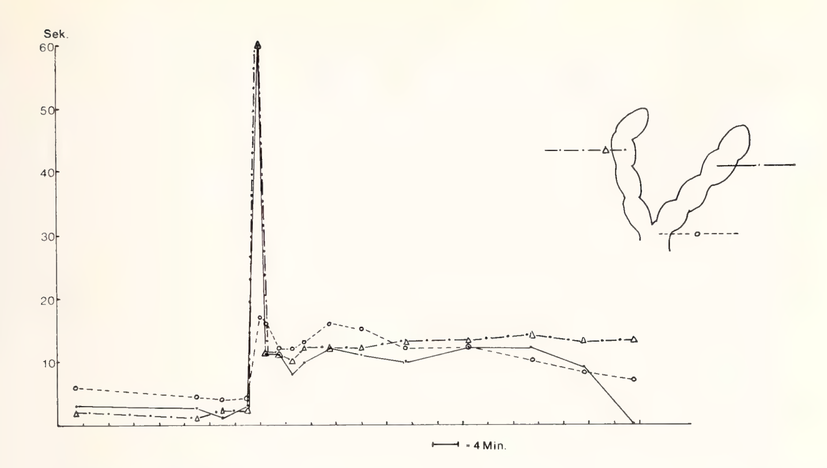


Abb. 10. Dauer der Trains bei Kaninchen XXVIII vor, während und nach der Austreibung. (Vergl. Abb. 5)

der Geburt von einer Elektrode zur nächsten fortgeleitet. Falls vor dieser Zeit überhaupt schon Trains vorkommen, so bleiben sie bis zu einem Teil des Uterus lokalisiert und werden nie fortgeleitet über das ganze Uterushorn. Die Reizleitungsgeschwindigkeit läßt sich nicht mit Sicherheit berechnen, da die genaue Entfernung zwischen den Elektrodenpaaren nicht bekannt ist. Diese vergrößert sich infolge der Dehnung des Uterus am Ende der Trächtigkeit und wird nach der Geburt rasch kleiner. Trotzdem gibt die Zeit, die nötig ist, um eine Kontraktionswelle von einer Elektrode zur nächsten fortzuleiten, einen guten Eindruck über die Reizleitungsfähigkeit des Myometriums. Natürlich kann man nur Angaben von einem und demselben Tier untereinander vergleichen. Es hat sich herausgestellt, daß die Tiere gut übereinstimmten. Einige Beispiele mögen genügen. Bei Kaninchen XVI wurden in der Periode von 24—8 Stunden vor der Geburt die Kontraktionen in 8—10 Sekunden von Elektrode 2 nach Elektrode 3 fortgeleitet. Nach der Geburt nimmt die Fortleitungszeit ab: 1—8 Stunden p. p. 6—7 Sek.; $1^1/_2$ Tage p. p. 11—14 Sek.; 2 Tage und mehr p. p. 12—18 Sek. Zu dieser Zeit ist die Kontraktionswelle in der Elektrode, wo sie angefangen hat, schon erloschen, wenn sie bei der letzten ankommt, d. h. das Uterushorn ist nie mehr völlig kontrahiert, wie es sofort nach der Geburt stets der Fall ist (Abb. 12). Es kommen auch immer mehr erlöschende Kontraktionen vor. Sie erreichen die letzte Elektrode nicht mehr oder nur als winziger Rest einer Kontraktionswelle (Abb. 13).

Die Fortleitung geht am schnellsten während der Austreibung. Bei Kaninchen XXVIII fanden wir Werte bis zu etwa 2 Sekunden zwischen zwei Elektroden. Bevor die Austreibung aller Jungen beendet ist, beträgt die Fortleitungszeit schon bis zu 10—12 Sekunden (Abb. 14). Die beiden Hörner verhalten sich hier unabhängig voneinander. Die Fortleitungszeit zwischen zwei Elektroden ist gleich lang, unabhängig davon, ob die Kontraktion peristaltisch oder antiperistaltisch fortgeleitet wird. Vor und während der Austreibung kommen antiperistaltische Kontraktionen in einer Frequenz bis zu 20—30 % der totalen Anzahl vor. Am Ende der Austreibungsphase werden sie schon häufiger, und besonders unmittelbar nach der Geburt sind sie sehr häufig, ja bei einigen Tieren kamen zu dieser Zeit fast ausschließlich antiperistaltische Kontraktionen vor (Abb. 14).

Nach einiger Zeit stellt sich das Kontraktionsmuster des puerperalen Uterus ein. Ein und zwei Tage nach der Geburt überwiegen die peristaltischen Kontraktionen. Antiperistaltische Kontraktionen kommen nur selten vor, und meistens haben sie

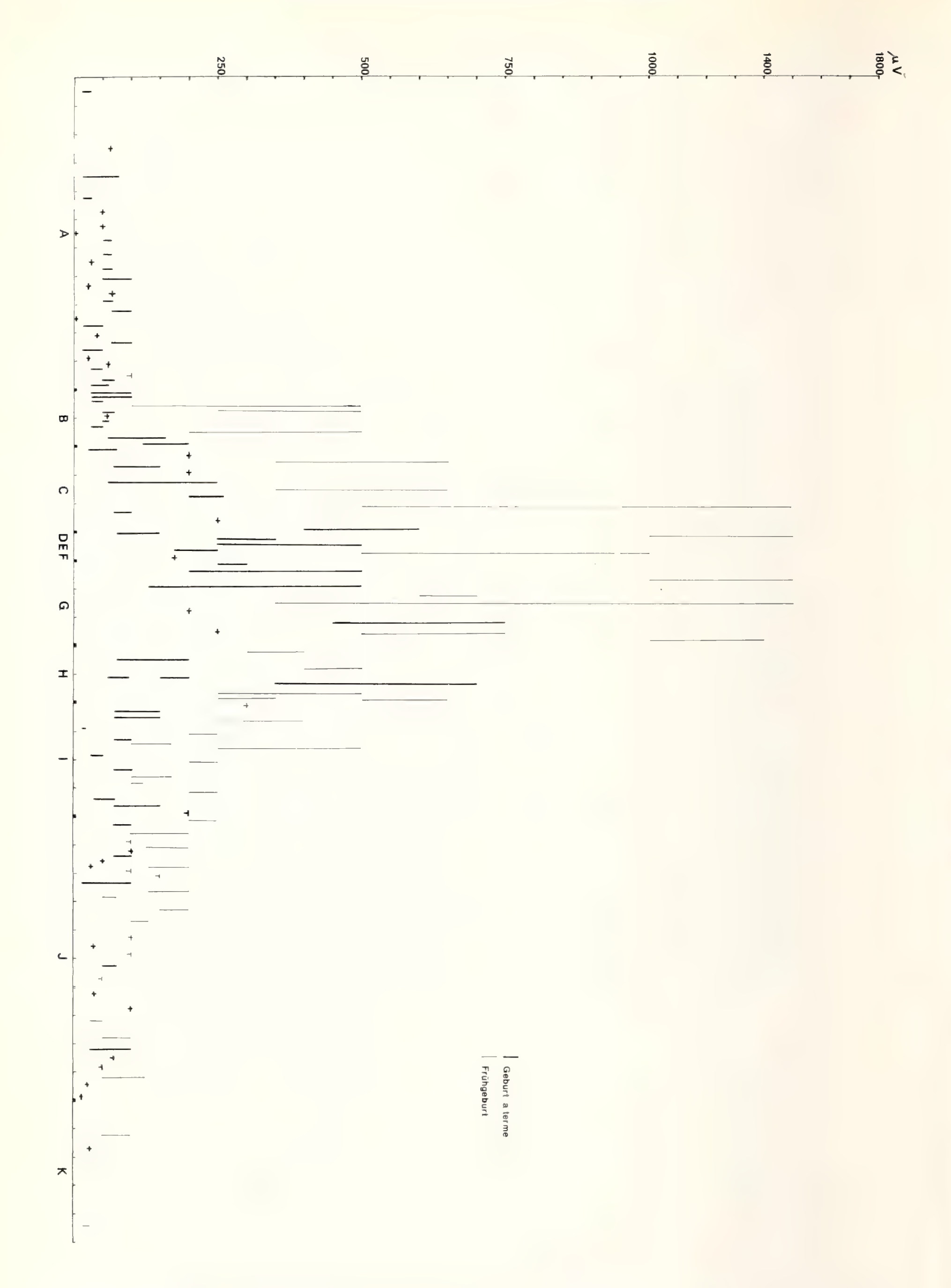


Abb. 11. Bereich der am häufigsten vorkommenden Amplituden (in µV) vor, während und nach der Geburt a terme (starke Linien) oder vor dem 30. Tag (feine Linien). A — K wie in Abb. 6. (Siehe Text)

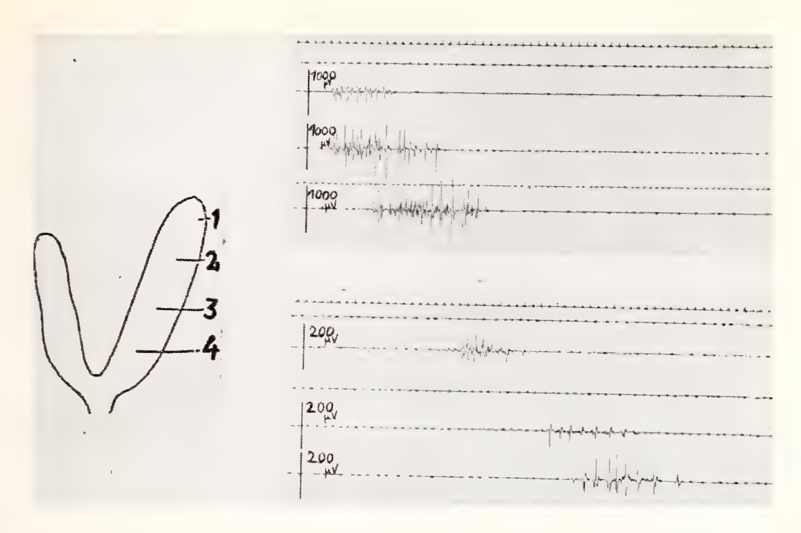


Abb. 12. Registrierung einer fortlaufenden Kontraktion. *Oben:* 1—8 Stunden, *unten:* 4 Tage post partum. Die Fortleitungszeit hat stark zugenommen, die Amplituden sind etwa 5mal kleiner geworden. (Eichstrich oben 1000 µV, unten 200 µV).

dann nicht ihren Ursprung beim Cervix, sondern sind die Folge einer kräftigen peristaltischen Kontraktion, die kontralateral fortgeleitet wird. Abb. 15 zeigt einwandfrei, daß Kontraktionswellen über das Cervicalgebiet fortgeleitet werden können. Dies stimmt vollkommen mit den Befunden von Naaktgeboren und Carter (1971_c) überein. Die Aktivitätsäußerungen verschiedener Teile des Uterus können unterschiedlich sein. Kaninchen VIII hatte 12 Feten in einem und nur 3 im anderen Uterushorn. Das am stärksten gedehnte Horn wies ab zwei Tage vor der Geburt eine größere Aktivität, höhere Frequenz von Trains und längere Dauer der Trains als das andere auf. Bei einem anderen Tier wurde ähnliches festgestellt. Darüber hinaus waren die Amplituden der Spikes im am meisten gedehnten Horn größer als im anderen Horn. In einem Fall einer unilateralen Trächtigkeit war die Aktivität im trächtigen Horn viel größer als im nicht trächtigen Horn. Carter et al. (1971) stellten ebenfalls fest, daß während der letzten Tage vor der Geburt die Aktivität im trächtigen Horn stärker und größer ist als im nicht trächtigen. Aus diesen Beispielen

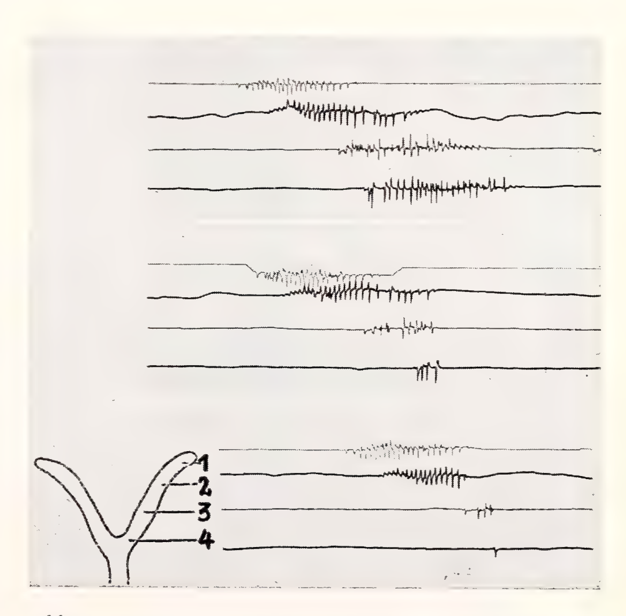


Abb. 13. Drei Kontraktionswellen aus derselben Registrierung. *Oben:* normal fortgeleitet, *Mitte:* einigermaßen erlöschend, *unten:* erlöschende Kontraktion

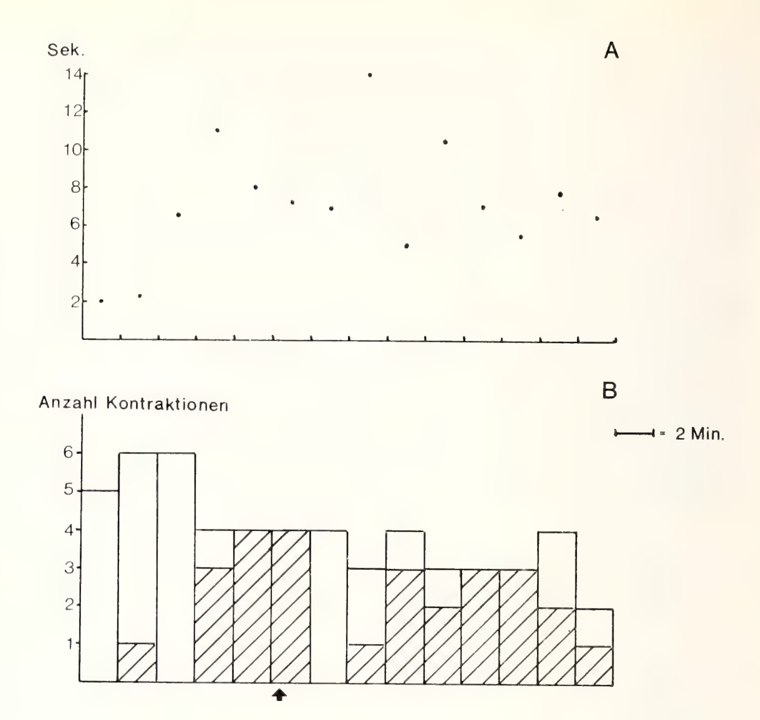


Abb. 14. A = mittlere Dauer der Fortleitungszeit zwischen 2 Elektroden. B = Anzahl Kontraktionen. Die antiperistaltischen Kontraktionen sind gestrichelt. Pfeil: Ende der Austreibung. (Weitere Erklärung im Text)

geht einwandfrei hervor, daß die Dehnung des Uterus einen positiven Einfluß auf die Aktivitätsleistung des Myometriums hat. In einigen Versuchen wurden auch Elektroden auf dem Cervix angebracht. Während der Trächtigkeit war die Aktivität am Cervix häufig größer als an der Uteruswand, manchmal auch niedriger. Die Angaben reichen noch nicht aus, um eine genaue Aussage zu machen; aber es ist klar, daß das Cervixgewebe sich anders als das Uterusgewebe verhält und daß beide ziemlich unabhängig voneinander sind. Während der Austreibung aber wird der Unterschied aufgehoben, und die Cervicalgegend verhält sich ähnlich wie die anderen Teile des Uterus.

Vor der Geburt ist die Aktivität zu unregelmäßig, um ein etwaiges Alternieren zwischen beiden Hörnern studieren zu können, und während der Austreibung ist die

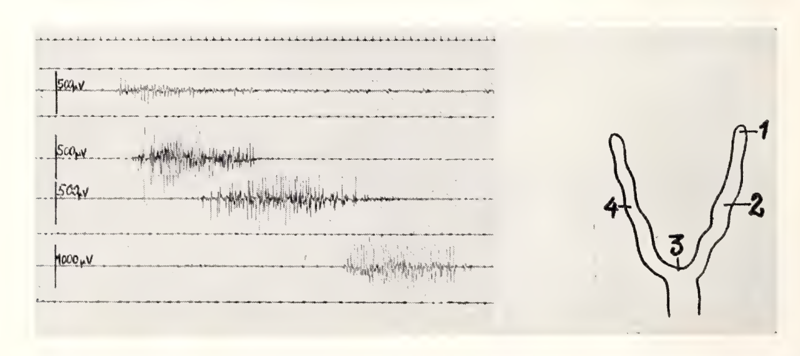


Abb. 15. Fortleitung einer Kontraktion über die Cervicalgegend auf das kontralaterale Horn

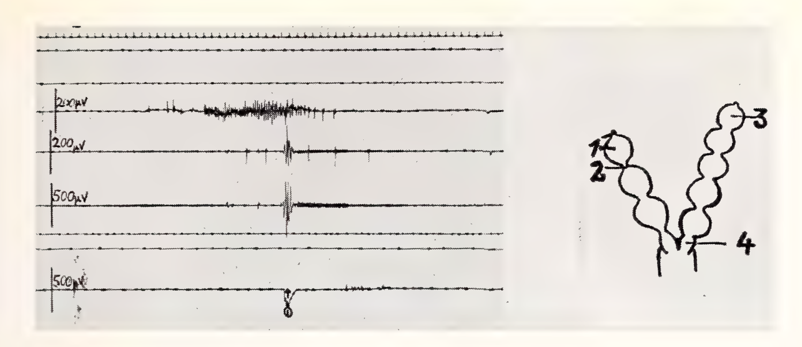


Abb. 16. Während einer Kontraktion bewegt sich das Tier (Pfeil, ⊙)

Frequenz der Kontraktionen so hoch, daß beide Hörner eigentlich fortwährend an irgendeiner Stelle aktiv sind. Am besten läßt sich dies am puerperalen Uterus studieren. Manchmal sind beide Hörner gleichzeitig aktiv, aber ein schönes Alternieren kommt nicht selten vor (Tab. 2). In 29 Fällen folgte auf eine Kontraktion in einem Horn, eine im anderen Horn, während nur 4mal eine Kontraktion im gleichen Horn folgte.

Wir haben öfter beobachtet, daß ruhig liegende Tiere während einer Kontraktion versuchen, sich bequemer hinzulegen oder aufspringen und anfangen zu gehen usw. (Abb. 16). Wir haben den starken Eindruck bekommen, daß das Tier die Kontraktionen selbst feststellen und spüren kann und sie als weniger angenehm empfindet. Umgekehrt haben wir festgestellt, daß die Bewegungen des Tieres, je näher es dem Geburtstermin kommt, in zunehmendem Maße im Stande sind, Kontraktionen auszulösen. Dies deutet auf eine Zunahme der Empfindlichkeit des Myometriums für mechanische Reize hin. Diese Tatsache, die schon häufig bei invitro-Versuchen festgestellt worden ist, wird dadurch also im invivo-Experiment bestätigt.

4. Diskussion

Die Geburt des Kaninchens weist in vieler Hinsicht Eigentümlichkeiten auf, die von anderen Säugetieren nicht bekannt sind. Der Bau eines Nestes, das mit aus dem Pelz gerupftem Haar ausgekleidet wird, die sehr rasche Austreibung (der ganze Wurf kommt in der Regel innerhalb von 10 Minuten zur Welt), der spontane Riß der Nabelschnur, der öfter schon im Uterus stattfindet, die starke Kontraktilität der rela-

Tabelle 2

Reihenfolge von Kontraktionen im rechten und linken Horn eines Kaninchens, 1½ Tage post partum (siehe Text)

Es folgt eine Kontraktion	KONTRAKTION im rechten Horn	im linken Horn	im linken und rechten Horn
im rechten Horn	2	15	1
im linken Horn	14	2	3
im linken und rechten Horn	2	2	3

tiv sehr langen Vagina und der Umstand, daß das Muttertier ihre Jungen nur einmal in 24 Stunden säugt, sind artspezifische Merkmale, die dem Kaninchen in der gleichende Geburtskunde eine Sonderstellung zukommen lassen (NAAKTGEBOREN und SLIJPER 1970). Die Veränderungen im Kontraktionsmuster des hochgraviden Uterus, die zur Geburt führen, weisen ebenfalls einen sehr auffälligen Verlauf auf. Bei fast allen bisher untersuchten Tierarten nimmt die Aktivität des Uterus am Ende der Gravidität allmählich zu und erfährt bei der Austreibung nochmals eine starke Zunahme. Beim Kaninchen dagegen bleibt der Uterus ruhig und die Aktivitätszunahme findet am Anfang der Austreibung schlagartig und explosiv statt. Der plötzliche Anfang der Wehenaktivität wurde von mehreren Autoren mit verschiedenen Methoden festgestellt (FUCHS 1964a, b; PORTER und SCHOFIELD 1966; SCHOFIELD 1969; LINCOLN 1971), und es besteht daher kein Zweifel, daß der in dieser Arbeit beschriebene Verlauf der Aktivität den normalen Vorgang darstellt. PORTER und SCHOFIELD (1966) stellten sogar fest, daß die plötzlich explosiv anfangende Wehenaktivität schonend für die Jungen ist, denn bei Tieren, bei denen die Aktivität langsam aufgebaut wird, waren die Geburten stark verlängert und die Mortalität sehr hoch. Da die Nabelschnur des Kaninchens meistens schon abreißt bevor die Austreibung der Jungen beendet ist (NAAKTGEBOREN und TAVERNE 1973), ist es leicht verständlich, daß eine verlängerte Austreibung infolge gestörter Wehenaktivität den Erstickungstod der Jungen herbeiführen kann. PORTER und SCHOFIELD nehmen an, daß die gestörte Wehenaktivität durch „emotional stress" hervorgerufen worden war. CARTER et al. (1971) konnten eindeutig zeigen, daß das Muster der Uteruskontraktionen des Kaninchens durch Angst oder Spannung unregelmäßig werden und daß es auch zur völligen Hemmung der Aktivität kommen kann. Die von PORTER und SCHOFIELD vertretene Meinung, es solle dies über eine psychogene Blockierung der Oxytozinausschüttung zustande kommen, ist nicht sehr wahrscheinlich, sondern dieser Effekt läßt sich besser durch die Einwirkung von Cathecholaminen auf das Myometrium erklären (NAAKTGEBOREN und BONTEKOE 1975). Es ist sicher, daß bei der normalen Geburt des Kaninchens die Austreibung sehr plötzlich anfängt und rasch abläuft. Dazu ist es nötig, daß das Tier sich in einer gut ausgeglichenen endokrinen Lage befindet, und daß auch die anderen Faktoren, die den Ablauf der Geburt beeinflussen können, gut aneinander adaptiert sind.

Die rasche Austreibung ist nicht nur möglich, weil die Aktivität des Uterus plötzlich stark zunimmt, sondern auch weil beim Kaninchen der Beckeninnenraum relativ sehr groß ist, was eine leichte und rasche Beckenpassage gestattet. Weil die Austreibung so rasch stattfindet, darf die Nabelschnur so kurz sein daß sie schon im Mutterleib abreißt, aber dieses Phänomen ist nur dann nicht lebenbedrohend, wenn die Wehenaktivität ungestört ist. Die Austreibung schließt sofort an den Nestbau an. Werden die Jungen geboren, bevor das Nest fertig ist, so sind ihre Überlebenschancen sehr gering. HAFEZ et al. (1966) stellten fest, daß der Anfang der Nestbauaktivität von dem Verhältnis zwischen Östrogenen und Progesteron abhängt. Injektionen von wenig Östrogen und viel Progesteron hemmten das Nestbauverhalten, aber im umgekehrten Verhältnis förderten sie es. Beim trächtigen Kaninchen kann man experimentell das Nestbauverhalten durch Ovariectomie auslösen. Es kommt dann aber auch zum Verwerfen. Aus dem Vorhergehenden wird klar, daß die zur normalen Geburt notwendigen Verhaltensweisen und die physiologischen Geburtsvorgänge von den gleichen Faktoren gesteuert werden. Der normale Geburtsvorgang ist ein sehr komplexes Geschehen, das von vielen zusammenarbeitenden und antagonistisch wirkenden Faktoren reguliert wird. Einige dieser Faktoren werden wir in Zusammenhang mit den Ergebnissen unserer Untersuchungen diskutieren. Im voraus sei erwähnt, daß in der Literatur häufig geburtsregulierende Faktoren als geburtsauslösende Mechanismen beschrieben worden sind. Eine kritische Stellungnahme ist deswegen wünschenswert.

Der plötzliche Anfang der Wehentätigkeit wurde von FUCHS (1964a, b) als die Folge einer plötzlichen Oxytozinausschüttung gedeutet. Sie betont, daß dies schon der Fall ist, bevor die Progesteronblockierung völlig aufgehoben ist. Dies soll erst einige Stunden nach der Geburt stattfinden. Obwohl die Progesterondominanz in den letzten 24 Stunden abnimmt, ist FUCHS doch der Meinung, daß die Oxytozinausschüttung den Geburtsbeginn auslöst. Sie konnte durch Oxytozininjektion ausgelöste Geburten nicht von der spontanen unterscheiden und durch Blockierung der Oxytozinausschüttung mittels Aethanolinfusion, den Geburtsbeginn verzögern (FUCHS 1966). Auch SCHOFIELD (1966) nimmt an, daß die plötzliche Oxytozinausschüttung der geburtsauslösende Faktor ist. Aus den Arbeiten von CARTER et al. (1971) und von NAAKTGEBOREN und SITSEN (1970) ist hervorgegangen, daß die Cervixerschlaffung und die Reorganisation des Fasersystems in der Cervicalgegend schon am 28. Tag der Trächtigkeit zustande kommen. Ab dieser Zeit ist es möglich, daß ein Fetus durch die erschlaffte Cervix schlüpft und verloren wird. Dies findet dann ohne nennenswerte Uteruskontraktionen statt. Es kommt nur dann vor, wenn der Uterus stark gespannt ist. Jedenfalls ist der Geburtsbeginn nicht ein aktiver, sondern ein passiver Vorgang, wie es u. a. auch von RÜSSE (1965) betont worden ist. Die Erschlaffung der Cervix geht der Dilatation voraus. Diese kommt zustande durch die Spannung im Uterus und durch die am letzten Tag der Trächtigkeit auftretende unregelmäßige Uterusaktivität. Die reorganisierte Cervicalmuskulatur fördert die Eröffnung, indem sie die Cervix über den ersten Fruchtpol zieht (NAAKTGEBOREN und SITSEN 1970). Die spontanen Kontraktionen am letzten Tag der Trächtigkeit werden möglich, weil die Progesteronblockierung abnimmt (MIKHALL et al. 1961; GOTO und CSAPO 1960; CSAPO und TAKEDA 1965), was das Zustandekommen der Myometriumaktivität über eine Beeinflussung der Membranpotentiale fördert. POLIDORO und BLACK (1970) stellen fest, daß der Progesterongehalt im peripheren Blut am 10., 20. und 30. Tag der Trächtigkeit nicht signifikant verschieden war. Sie nehmen einen starken Abfall am 31. Tag an. Daraus läßt sich möglicherweise erklären, daß die Zunahme der Uterusaktivität erst kurz vor der Geburt stattfindet. Infolge der Dehnung des Uterus ist das Myometrium in zunehmendem Ausmaß empfindlicher für die Wirkung von Oxytozin und von mechanischen Reizen geworden. Wie wichtig die Dehnung des Uterus ist, geht aus dem Umstand hervor, daß große Würfe früher geboren werden als kleinere, während Einlinge öfter übertragen werden (WISHART und HAMMOND 1933).

Aus den Versuchen von CSAPO und LLOYD-JACOB (1962) und CSAPO et al. (1963) geht ebenfalls hervor, daß die Dehnung der Uteruswand einen wesentlichen Einfluß auf das Aktivitätsmuster hat. Obwohl beim Kaninchen am Ende der Trächtigkeit auch ein lokaler Progesteronblock durch plazentäres Progesteron zustande kommt (GOTO und CSAPO 1960; KURIYAMA und CSAPO 1961; SCHOFIELD 1963), ist dies nicht imstande, die Stimulation, die von der Dehnung des Uterus hervorgerufen wird, aufzuheben. Bei unilateraler Gravidität werden beide Uterushörner vollkommen ähnlich von zirkulierenden Steroiden versorgt. Die größte Aktivität herrscht aber im trächtigen Horn vor. Bei der Ratte ist genau das Umgekehrte der Fall (NAAKTGEBOREN und SCHOOF 1975); das deutet auf einen erheblich stärkeren lokalen Block. Die endocrinen Verschiebungen lösen, wie oben erwähnt wurde, das Nestbauverhalten aus und fördern die spontane Aktivität. Häufig stellt man bei der Cervix längere Trains fest als an anderen Teilen des Uterus (Abb. 3). Es kommt ein Fruchtpol in die erschlaffte und dilatierte Cervix. Die Dehnung der Cervix ruft eine reflektorische Ausschüttung von Oxytozin hervor (FERGUSON 1941). Eine einmalige starke Oxytozinausschüttung reicht aus, um die Austreibung aller Jungen rasch stattfinden zu lassen (GROSS 1958; LINCOLN 1971), weil es zu einer explosiven Zunahme der Uterusaktivität kommt. Dies ist nicht im Widerspruch mit dem obenerwähnten Befund, daß ein Fetus praematur verloren werden kann, denn dann ist der Uterus für Oxytozin noch nicht emp-

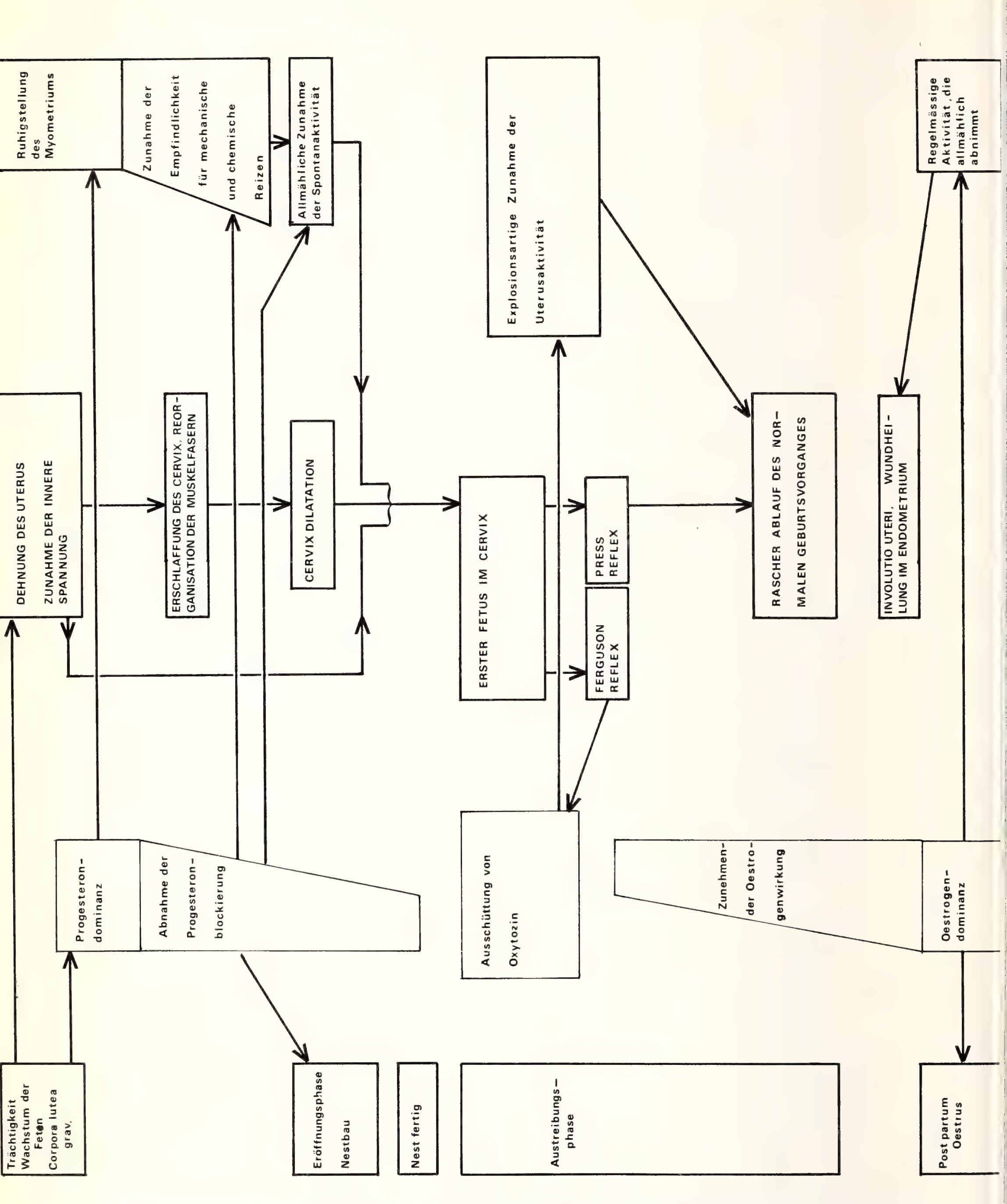


Abb. 17. Schematische Darstellung der Zusammenhänge der geburtsauslösenden Faktoren und der dazugehörigen Verhaltensweisen und physiologischen Phänomena. (Erklärung im Text)

findlich. Dies ist bei physiologischen Dosen erst am letzten Tag vor der Geburt der Fall. Die Empfindlichkeitszunahme ist vom Verschwinden des Progesteronblocks und von der Dehnung abhängig. Daß die Dehnung eine wesentliche Rolle spielt, geht aus dem Umstand hervor, daß die Wurfgröße die Dauer der Tragzeit bestimmt. Bei einem bestimmten Gleichgewicht zwischen Dehnung des Uterus und Oestrogen/Progesteron-Verhältnis wird die optimale Empfindlichkeit für Oxytozin erreicht.

Polidoro und Black (1970) stellten fest, daß die Progesteronproduktion nach Polyovulation trotz der größeren Anzahl von Corpora lutea nicht größer ist als nach normalen Ovulationen. Aus dieser Arbeit geht hervor, daß bei größeren Würfen nicht mehr Progesteron zur Ruhigstellung des stärker gedehnten Myometriums produziert wird als im Fall eines kleineren Wurfes. Der Geburtsbeginn wird offensichtlich nicht direkt von höheren maternalen Zentren bestimmt, denn dann wäre eine Abhängigkeit der Tragzeit von der Wurfgröße nicht leicht zu verstehen. Die Feten selbst bestimmen den Geburtsbeginn auch nicht. Beim Kaninchen scheint die fetale Hypophyse nicht nötig zu sein um den Geburtsbeginn auszulösen, wie dies beim Schaf der Fall ist. Aber selbst wenn dies der Fall wäre, wäre es doch nicht verständlich, daß bei größeren Würfen die Geburt früher zustande kommt, oder man müßte eine vorzeitige Reifung der Feten in großen Würfen annehmen. Dies steht in Widerspruch zu dem Umstand, daß in größeren Würfen die Feten kleiner und weniger entwickelt sind als in kleineren und übertragenen Würfen. Hiermit ist in völliger Übereinstimmung, daß das Kontraktionsmuster verschiedener Tiere nur dann gut vergleichbar ist, wenn man es in Tagen ante partum betrachtet und nicht, wenn man in Tagen post coitum vergleicht, aber das Nestbauverhalten ist mit der Zeit post coitum korreliert. (Carter et al. 1971). Die kontinuierliche Uterusaktivität deutet auf eine Oxytozinwirkung. Wolfs (1973, pers. Mitt.) fand beim Menschen ein ähnliches elektrophysiologisches Bild nach Oxytozininfusionen. Nach einer Minute entsteht das rhythmische Kontraktionsmuster. Erneute Oxytozinausschüttungen bei der Geburt weiterer Jungen kommen nicht mehr vor (Cross 1958; Lincoln 1971) und schon aus diesem Grunde ist es verständlich, daß schon während der Austreibungsphase eine Aktivitätsabnahme festgestellt werden konnte. Nach der Geburt kommt es zur völligen Ruhe, und erst, wenn der Progesteroneinfluß vollkommen aufgehoben ist, tritt erneut eine spontane regelmäßige Aktivität auf. Die Austreibung findet also statt, bevor die Progesteronwirkung völlig aufgehoben ist. Bei Frühgeburten stellten wir höhere Amplituden der Spikes fest. Dies dürfte daraus zu erklären sein, daß eine stärkere Progesteronwirkung vorhanden war als bei der normalen Geburt. Durch die hyperpolarisierten Membranen der Muskelzellen sind die Aktionspotentiale größer und deswegen auch die Amplituden des registrierten Summationsbildes. Jedenfalls sind bei Geburten, die zum rechten Termin stattfinden, die Amplituden 8 bis 24 Stunden nach der Geburt erheblich niedriger als während der Austreibungsphase.

Der Uterus steht erst dann unter Östrogendominanz. Bengtsson (1957) hat auf Grund von Untersuchungen mit anderen Forschungsmethoden denselben Schluß gezogen und auch Fuchs (1964 a, b) ist dieser Meinung. Es ist hiermit in Übereinstimmung, daß das Kaninchen bald nach der Geburt im Östrus ist und sofort gedeckt werden kann. Die post partum Kontraktionen fördern die Wundheilung im Uterus und den Involutio uteri. Wenn man diese Kontraktionen durch Progesterongaben unterdrückt, verläuft die Involution des Uterus langsamer (Goodall 1966). Die Veränderungen im Kontraktionsmuster hängen in starkem Maße von der Reizleitungsfähigkeit des Myometriums ab, und diese wird über die Beeinflussung des Membranpotentials durch die Dehnung des Uterus und durch Östrogene und Progesteron reguliert. Bei abnehmendem Progesteroneinfluß nehmen die Reizleitungsfähigkeit und die Erregbarkeit zu (Csapo und Takeda 1965). Dies ist notwendig, um zu einer gut koordinierten Wehenaktivität zu kommen. In dieser Arbeit haben wir dies eindeutig

festgestellt, was die Hypothese zur Erklärung der Veränderungen im Kontraktionsmuster in unserer früheren Arbeit (Carter et al. 1971) bestätigt. Wolfs et al. (1971) haben ähnliche Befunde während der Geburt des Menschen gemacht. In dieser Hinsicht dürfte die Regulation der Geburt des Kaninchens nicht wesentlich anders sein als jene anderer Säugetierarten und des Menschen. Obwohl der Anfang ganz anders aussieht, ist auch beim Kaninchen die Oxytozinausschüttung nicht der Auslöser der Geburt, sondern sie stellt einen regulierenden Faktor von entscheidender Bedeutung zur raschen Beendigung der Austreibung dar. Dies stimmt vollkommen überein mit Befunden an anderen Arten und dem Menschen, wo festgestellt wurde, daß die Oxytozinausschüttung maximal am Ende der Austreibung ist (Folley und Knaggs 1965; Fitzpatrick 1961).

Beyer und Mena (1970) stellten fest, daß Rückenmarksdurchschneidung (T2-T3) während der Trächtigkeit den Geburtsbeginn nicht verzögerte, aber die Dauer der Austreibung und die Totgeburtenrate nahmen sehr stark zu. Die Zeitintervalle zwischen zwei Jungen dauerten bis zu 5 Stunden. Hieraus geht hervor, daß das Oxytozin eine bedeutende regulierende Funktion hat, aber nicht als physiologischer Geburtsauslöser angesehen werden darf. In Abb. 17 haben wir die in dieser Diskussion vorgelegte Theorie über die Auslösung des Geburtsbeginns und über die Regulierung der Geburt schematisch dargestellt. Wir haben die spinal-nervösen Reflexe, die zur Verstärkung der Wehentätigkeit führen könnten, nicht diskutiert, weil unseres Erachtens die Versuche auf diesem Gebiet nicht eindeutig sind (Suranyi et al. 1955; Kovacs et al. 1956). Die vegetativ-nervösen Einflüsse sind deutlicher, und hiermit hängt zweifelsohne die Verteilung der Geburtenzahl über die Tagesstunden zusammen. Zur Zeit, da die Tiere gewöhnlich ruhen, finden die meisten Geburten statt (Naaktgeboren 1963). Die in Abb. 7 b auffällige, erhöhte Aktivität, die bei einigen Tieren 20 bis 12 Stunden vor der Geburt festgestellt werden konnte, dürfte wohl vom zirkadianen Rhythmus abhängig sein. Hier fehlen aber genauere Angaben und zuverlässigere Versuche, um eine weitergehende Besprechung zu gestatten. Ein auffälliger Befund ist die Häufigkeit antiperistaltischer Kontraktionen während der Austreibungsphase. Naaktgeboren und Carter (1971 b) zeigten mit kinematographischen Methoden, daß der Uterus bei der Geburt über den Fetus gezogen wird, und daß dabei die Aktivität öfter am cervicalen Ende des Hornes anfängt. Die Feten, die näher zu den Tuben liegen, bleiben unverändert an ihrer Stelle. Antiperistaltische Kontraktionen während der Austreibung wurden ebenfalls beim Schaf festgestellt (Naaktgeboren et al. 1975). Die antiperistaltischen Kontraktionen verkürzen den entleerten Teil des Uterus und sind möglicherweise sogar effektiver bei der Ausstoßung der Frucht als die peristaltischen Kontraktionen. Die Nachgeburtskontraktionen sind sehr kräftig (Oestrogendominanz) und werden öfter antiperistaltisch über das kontralaterale Horn fortgeleitet. Dies wurde von Naaktgeboren und Carter (1971 c) ebenfalls festgestellt. Die Reizleitung ist nun optimal. Da die Muskelschicht zwischen beiden Hörnern kontinuierlich ist (Naaktgeboren und Sitsen 1970), ist dieses Phänomen z. Z. der Oestrogendominanz leicht verständlich. Inwieweit die gegenseitige Beeinflussung der Uterushörner bei der Geburt, z. B. zur Vermeidung von Kollisionen zweier Feten, eine Rolle spielt, läßt sich nicht aussagen.

Zusammenfassung

Der Uterus des Kaninchens wird bis kurz vor der Geburt ruhig gestellt. Der Wehenbeginn findet schlagartig und explosiv statt, und zwar mit einer kontinuierlichen, etwa 1 Minute dauernden Aktivität. Dann folgt ein sehr regelmäßiges Muster rhythmischer Kontraktionen, die bald in ihrer Frequenz abnehmen. Nach der Geburt wird der Uterus ruhig, und erst einige Stunden später fängt ein regelmäßiges Muster von post partum Kontraktionen an. Zur Geburt hin nimmt die Reizleitungsfähigkeit im Myometrium zu, und während der Geburt

herrscht eine optimale Koordination des kontraktilen Geschehens vor. Die Mechanismen, die zur Auslösung des Geburtsbeginnes und zur Regulierung des Geburtsablaufes dienen, werden eingehend diskutiert. Der Geburtsbeginn ist von mehreren Faktoren, die irgendein Gleichgewicht bilden, abhängig.

Es wird der Dehnung des Uterus wesentliche Bedeutung für die Zunahme der Reizempfindlichkeit des Myometriums beigemessen. Dieser Faktor und das Verhältnis zwischen Progesteron und Oestrogenen bestimmen gemeinsam den Geburtsbeginn. Der explosive Anfang der Austreibungswehen erfolgt über eine reflektorische Oxytozinausschüttung, welche zur Regulation der raschen Austreibung größte Bedeutung zukommt, die aber nicht als physiologischer Auslöser des Geburtsbeginnes angesehen werden darf.

Summary

On labouractivity in the rabbit. An electrophysiological study of uterine activity and a theory concerning the initiation of parturition

The uterus of the rabbit remains quiescent until the last day before delivery. The onset of labouractivity takes place suddenly and in an explosive way. It starts by continuous activity, lasting for 1 minute or somewhat longer. Then the uterus develops a regular pattern of rhytmic contractions, soonly decreasing in frequency.

After delivery the uterus becomes quiet again. The regular pattern of post partum contractions is not observed until some hours after parturition. Before parturition there is an increase in conductive properties of the myometrium and during delivery there is an optimal coordination of the contractile process.

The mechanisms leading to the initiation of labour and the regulation of uterine activity are discussed in detail. The onset of labour is a process, which is multifactorially regulated.

The stretching of the uterus is considered to be one of the most important factors in establishing the excitability of the uterine musculature. This factor and the shift in the progesteron/oestrogens ratio together have determining influence on the moment of onset of parturition. The explosive start of expulsive contractions is caused by a reflex-release of oxytocin. This is most important for the regulation of the expulsion phase. Oxytocinrelease, however, is considered not to be the physiological factor in the initiation of the onset of parturition.

Literatur

Bengtsson, L. Ph. (1957): The endocrine control of myometrial contractility in the uterus of the pregnant rabbit. Am. J. Obstetrics Gynecology **74**, 484—493.

Beyer, C; Mena, F. (1970): Parturition and lactogenesis in Rabbits with High Special Cord Transection. Endocrinology **87**, 195—197.

Carter, A. M.; Naaktgeboren, C. (1970): Über eine kinematographische Methode zum Studium der Uterusphysiology. Research Film 7, 12—24.

Carter, A. M.; Naaktgeboren, C.; Van zon-van Wagtendonk A. M. (1971): Parturition in the rabbit: spontaneous uterine activity during late pregnancy, parturition and the post partum period and ist relation to normal behaviour. Europ. J. Obstetrics Gynecology **2**, 37—68.

Cross, B. A. (1958): On the mechanisms of labour in the rabbit. J. Endocrinology **16**, 261 bis 276.

Csapo, A. I.; Lloyd-Jacob, M. A. (1962): Placenta, uterine volume, and the control of the pregnant uterus in rabbits. Am. J. Obstetrics Gynecology **83**, 1073—82.

Csapo, A. I.; Takeda, H. (1965): Effect of progesterone on the electric activity and intrauterine pressure of pregnant and parturient rabbits. Am. J. Obstetrics Gynecology **91**, 221—231.

Csapo, A. I.; Takeda, H.; Wood, C. (1963): Volume and activity of the parturient rabbit uterus. Am. J. Obstetrics Gynecology **85**, 813—818.

Ferguson, J. K. W. (1941): A study of the motility of the intact uterus at term. Sugery, Gynaecology, Obstetrics **73**, 359—365.

Fitzpatrick, R. J. (1961): The estimation of small amounts of oxytocin in blood. In: Oxytocin. R. Caldeyro-Barcia; H. Heller, Eds. London: Pergamon Press.

Folley, S. J.; Knaggs, G. S. (1965): Levels of Oxytocin in the jugular vein blood in goats during parturition. J. Endocrinology **33**, 301—315.

Fuchs, A. R. (1964 a): The role of oxytocin in the initiation of labour. Excerpta Medica International Congress No. 83. Proc. 2. Internat. Congr. endocrinology, London. 753 to 758.

FUCHS, A. R. (1964b): Oxytocin and the onset of labour in rabbits. J. Endocrinology **30**, 217—224.
FUCHS, A. R. (1966): The inhibitory effect of ethanol on the release of oxytocin during parturition in the rabbit. J. Endocrinology **35**, 125—134.
GOODALL, F. R. (1966): Progesteron retards post-partum involution of the rabbit myometrium. Science **152**, 356—357.
GOTO, M.; CSAPO, A. (1960): The effect of the ovarian steroids on the membrane potential of uterine muscle. J. General Physiology **43**, 455—466.
HAFEZ, E. S. E.; LINDSAY, D. R.; MOUSTAFA, L. A. (1966): Some maternal factors affecting nest-building in the domestic rabbit. Z. Tierpsychologie **6**, 691—700.
KOVÁCS, T.; MOLNÁR, G.; SURÂNYI, S. (1956): Die Rolle interozeptiver Reflexe in der Koordinierung der Geburt. II. Z. Geburtshilfe, Gynäkologie. **145**, 179—186.
KURIYAMA, H.; CSAPO, A. (1961): Placenta and myometrical block. Am. J. Obstetrics Gynecology **82**, 592—599.
LINCOLN, D. W. (1971): Labour in the rabbit: effect of electrical stimulation applied to the infundibulum and median eminence. J. Endocrinology **50**, 607—618.
MIKHAIL, G.; NOALL, M. W.; ALLEN, W. M. (1961): Progesteron levels in the rabbit ovarian vein blood throughout pregnancy. J. Endocrinology **69**, 504—509.
NAAKTGEBOREN, C. (1963): Untersuchungen über die Geburt der Säugetiere. Diss. Amsterdam. Bijdr. Dierk. **32**, 1—50.
NAAKTGEBOREN, C. (1971): *Oryctolagus cuniculus* (Leporidae). Geburt. Film E 1479 der Encyclopaedia cinematographica. Film 1971, Veröffentl. 1971.
NAAKTGEBOREN, C. (1974): Myometrial activity and its exploration by electromyography of uterine smooth muscle. Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol. **91**, 278—296.
NAAKTGEBOREN, C.; BONTEKOE, E. H. M. (1975): Vergleichend-geburtskundliche Betrachtungen und experimentelle Untersuchungen über psychosomatische Störungen der Schwangerschaft und des Geburtsablaufes. (In Vorbereitung.)
NAAKTGEBOREN, C.; CARTER, A. M. (1971 a, b, c): *Oryctolagus cuniculus* (Leporidae). a. Uterusaktivität vor der Geburt Film E 1648; b. Uterusaktivität während der Geburt Film E 1649; c. Uterusaktivität nach der Geburt Film E 1650; Encyclopaedia cinematographica. Filme 1971, Veröffentl. 1971.
NAAKTGEBOREN, C.; POOL, C.; VAN DER WEIJDEN, G. C.; TAVERNE, M. A. M.; SCHOOF, A. G; KROON, C. H. (1975): Elektrophysiologische Untersuchungen über die Uteruskontraktionen des Schafes während der Trächtigkeit und der Geburt. Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol. (Im Druck.)
NAAKTGEBOREN, C.; SCHOOF, A. G. (1975): *Rattus norvegicus* (Muridae). Uteruskontraktionen vor, während und nach der Geburt. Film der Encyclopaedia cinematographica. Film 1974, Veröffentl. 1975.
NAAKTGEBOREN, C.; SITSEN, M. W. L. (1970): On the functional anatomy of the cervical region in the rabbit. Forma et Functio **2**, 254—265.
NAAKTGEBOREN, C.; SLIJPER, E. J. (1970): Biologie der Geburt. Eine Einführung in die vergleichende Geburtskunde. Hamburg u. Berlin: Paul Parey.
NAAKTGEBOREN, C.; TAVERNE, M. A. M. (1973): *Oryctolagus cuniculus* (Leporidae). Reißen der Nabelschnur (Experimente). Film E 1857 der Encyclopaedia cinematographica. Film 1972, Veröffentl. 1973.
POLIDORO, J. P.; BLACK, D. L. (1970): Peripheral progesterone and the number of fetuses in normal and superovulated rabbits. J. Repr. Fert. **22**, 493—498.
PORTER, D. G.; SCHOFIELD, B. M. (1966): Intra-uterine pressure changes during pregnancy and parturition in rabbits. J. Endocrinology **36**, 291—299.
RÜSSE, M. (1965): Der Geburtsablauf beim Rind. Eine Betrachtung des funktionellen Geschehens bei der Normalgeburt. Archiv. Exp. Vet. Med. **19**, 763—870.
SCHOFIELD, B. M. (1963): The "local" effect of the placenta on myometrical activity in the rabbit. J. Physiol. **166**, 191—196.
SCHOFIELD, B. M. (1969): Parturition in the rabbit. J. Endocrinology **43**, 673—674.
SURANYI, S.; KOVACS, T.; MOLNAR, G. (1955): Die Rolle introzeptiver Reflexe in der Koordinierung der Geburt, I. Z. Geburtshilfe, Gynäkologie **144**, 268—279.
WISHART, J.; HAMMOND, J. (1933): A statistical analysis of the interrelations of litter size and duration of pregnancy on the birth weight of rabbits. J. Agricultural Science **23**, 463—472.
WOLFS, G.; VAN LEEUWEN, M.; ROTTINGHUIS, H.; BOELES, J. TH. F. (1971): An electromyographic study of the human uterus during labour. Obstetrics Gynecology **37**, 241—246.

Anschrift des Verfassers: Dr. C. NAAKTGEBOREN, Kliniek voor Verloskunde en Gynaecologie, Wilhelmina Gasthuis, Eerste Helmerstraat 104, Amsterdam, Niederlande

Taxonomic status of the dolphin *Stenopontistes zambezicus* Miranda-Ribeiro, 1936

By R. L. BROWNELL, Jr.

Receipt of Ms. 3. 5. 1974

MIRANDA-RIBEIRO (1936) described a new genus and species of dolphin as *Stenopontistes zambezicus.* The holotype was reported to be from the Zambesi coast of south eastern Africa. *Stenopontistes zambezicus* was described as being the "cranium case of *Tursiops,* the rostrum, form of dentition and symphysis of *Steno* and the symphysis with the number of teeth of *Sotalia*". In the original description, both the measurements of *Stenopontistes zambezicus* and the comparative data for *Steno* and *Sotalia* (= *Sousa* as used by FRASER and PURVES 1960) presented were very meager.

ALLEN (1939) in his checklist of African mammals listed *Stenopontistes zambezicus* as a junior synonym of *Steno rostratus* (= *Steno bredaensis).* ELLERMAN and MORRISON-SCOTT (1951), SCHEFFER and RICE (1963), and HERSHKOVITZ (1966) have all followed ALLEN (1939) and listed *Stenopontistes zambezicus* as a junior synonym of *Steno bredanensis* (LESSON, 1828). BEST (1971) listed the type locality of *Stenopontistes zambezicus* under the distribution of *Steno bredanensis,* perhaps following the above authors. None of these authors discussed their reasons for this placement. The purpose of this paper is to reexamine the taxonomic status of *Stenopontistes zambezicus.*

Thanks to the cooperation of Prof. DALCY OLIVEIRA ALBUQUERQUE of the National Museum of Rio de Janeiro, Brazil, I was able to examine and photograph the holotype (MN 131) of *Stenopontistes zambezicus* (see Figs. 1, 2, and 3 and Table 1).

MIRANDA-RIBEIRO (1936) stated that the tooth count of *Stenopontistes zambezicus* which is upper right 34 (+1), upper left 35 (+1), lower right 31 (+2), and lower left 31 (+2) exceeded that of *Steno,* but the tooth count is within the range of several nominal species of *Sousa.* TRUE (1889) reported for *Steno* upper tooth counts between 20 and 25 and lower tooth counts between 20 and 27. The teeth are as described by MIRANDA-RIBEIRO (1936), but the rugose surface of the teeth of *Steno, Inia* and *Lipotes* is much more developed than in *Stenopontistes zambezicus.* Other than the tooth count the most important differences between *Stenopontistes* and *Steno* are the general shape of the skulls and the ventral topography of the basicranica (compare Fig. 3 of *Stenopontistes zambezicus* with that of *Steno bredanensis* illustrated in Plate 24 of FRASER and PURVES 1960).

The skull measurements, skull shape and ventral topography of the basicranium of *Stenopontistes zambezicus* agree well with the nominal species of Indo-Pacific *Sousa* (compare Figures 1, 2, and 3 and Table 1 of *Stenopontistes zambezicus* with plates 22 and 23 and table 12 of nominal species of Indo-Pacific *Sousa* from PILLERI and GIHR 1972 and Plate 25 of *Sousa borneensis* from FRASER and PURVES 1960). Therefore *Stenopontistes zambezicus* is reidentified here as one of the nominal species of Indo-Pacific *Sousa.*

FRASER (1966) stated that the status of the four nominal species of *Sousa* known from the Indo-Pacific region *(chinensis, plumbea, lentiginosa,* and *borneensis)* requires

Z. Säugetierkunde 40 (1975) 173—176

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

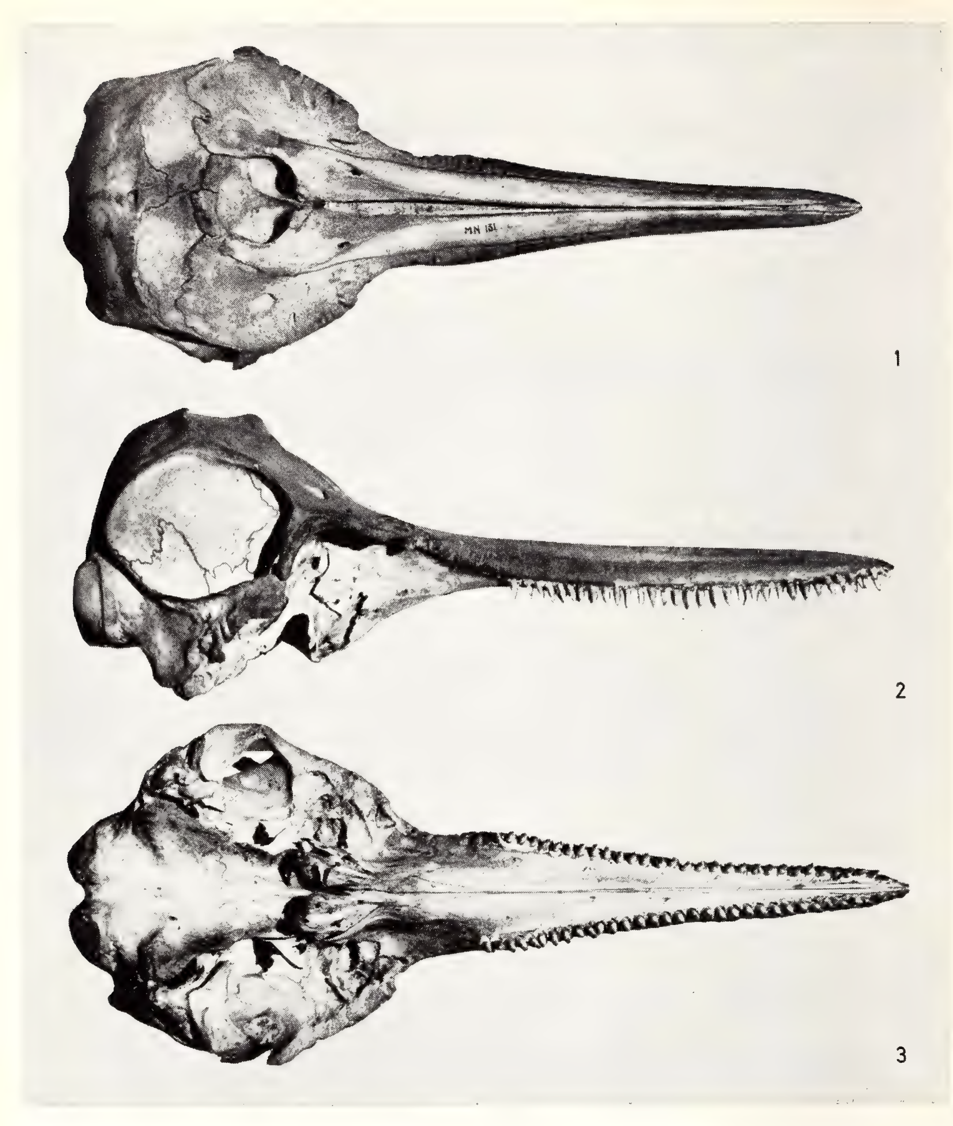


Fig. 1—3. (from top to bottom). Dorsal, lateral and ventral view of the holotype of *Stenopontistes zambezicus* Miranda-Ribeiro, 1936

redefinition. Pilleri and Gihr (1972) have discussed these nominal species of Indo-Pacific *Sousa* and concluded that only two species *chinensis* and *plumbea* are valid. Measurements and proportions of *Stenopontistes zambezicus* are presented the Table, and all but two of the proportions are within the ranges presented by Pilleri and Gihr (1972; Table 12) for two samples of *Sousa plumbea*. However, these two differing proportions (rostrum, width at middle 7.7 % and length of mandibular symphysis 26.8 %) are both exactly the same as those proportions reported by True (1889) for the holotype of *Sousa plumbea*. Therefore *Stenopontistes zambezicus* is conspecific with *Sousa plumbea* (G. Cuvier 1829) and becomes a junior synonym of *Sousa plumbea* and not of *Steno bredanensis* (Lesson 1828) as previously reported.

Table

Skull dimensions and proportions of the holotype of *Stenopontistes zambezicus* Miranda-Ribeiro, 1936 (MN 131, Museu Nacional do Rio de Janeiro, Brazil)

	mm	%
Condylo-basal length	530	100.0
Rostrum length	333	62.8
Rostrum basal width	103[1]	19.4
Rostrum, width 60 mm anterior to base	72[1]	13.6
Rostrum, width at middle	41	7.7
Rostrum, width at 3/4 of its length	29	5.5
Tip of rostrum to blowhole	374	70.6
Tip of rostrum to pterygoid	401	75.7
Preorbital width	—[1]	—
Post-orbital width	206	38.9
Zygomatic width	198[1]	37.4
Braincase, width across parietals	160	30.2
Premaxillae, maximum width	82	15.5
Post-temporal length (right side)	106	20.0
Post-temporal height (right side)	80	15.1
Length of upper right tooth row	288	54.3
Length of upper left tooth row	289	54.5
Number of upper teeth (right and left)	34(+1) 35(+1)	
Mandible length	456	86.0
Mandible height at coronoid	83	15.7
Length of mandibular symphysis	142	26.8
Length of lower right tooth row	274	51.7
Length of lower left tooth row	275	51.9
Number of lower teeth (right and left)	31(+2) 31(+2)	

[1] damaged portions of the skull.

I wish to thank Prof. Dalcy Oliveira Albuquerque of the Museu Nacional do Rio de Janeiro for permission to examine the holotype of *Stenopontistes zambezicus;* and Dr. P. J. H. van Bree and Dr. Henry W. Setzer for reading and commenting on the typescript.

Summary

Stenopontistes zambezicus Miranda-Ribeiro, 1936 is a junior synonym of *Sousa plumbea* (G. Cuvier, 1829) and not of *Steno bredanensis* (Lesson, 1828) as previously reported. The holotype of *Stenopontistes zambezicus* is a skull reported to be from the Zambesi coast of South eastern Africa.

Zusammenfassung

Der taxonomische Status des Delphins Stenopontistes zambezicus Miranda-Ribeiro, 1936

Stenopontistes zambezicus Miranda-Ribeiro, 1936 ist jüngeres Synonym von *Sousa plumbea* (G. Cuvier, 1829) und nicht von *Steno bredanensis* (Lesson, 1828), wie früher angenommen. Der Holotyp von *Stenopontistes zambèzicus,* ein Schädel, soll von der Sambesiküste Südostafrikas stammen.

References

Allen, G. M. (1939): A checklist of African mammals. Bull. Mus. Comp. Zool. **83,** 1—763.

Best, P. (1971): Order Cetacea. Part 7, 1—10. In: The mammals of Africa-An identification manual (J. Meester and H. W. Setzer, eds.). Washington, D. C.: Smithsonian Inst. Press.

Ellerman, J. R.; Morrison-Scott, T. C. S. (1951): Checklist of Palaearctic and Indian mammals, 1758—1946. London; Brit. Mus. (Nat. Hist.).
Fraser, F. C. (1966): Comments on the Delphinoidea. Pp. 7—31. In: Whales, dolphins and porpoises (K. S. Norris, ed.). Berkeley and Los Angeles. Univ. Calif. Press, 789 pp.
Fraser, F. C.; Purves, P. E. (1960): Hearing in cetaceans-Evolution of the accessory air sacs and the structure and function of the outer and middle ear in recent cetaceans. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Zool. 7, 1—140.
Hershkovitz, P. (1966): Catalog of living whales. Bull. U. S. Nat. Mus. **246**, 1—259.
Miranda-Ribeiro, A. de. (1936): Notas cetologicas — (Os generos *Steno, Sotalia e Stenopontistes*) — Consideracoes sobre os generos *"Steno"* e *"Sotalia"*. Bol. Mus. Nac. Rio de Janeiro. **12**, 3—46 (in Portuguese and English).
Pilleri, G.; Gihr, M. (1972): Contribution to the knowledge of cetaceans of Pakistan with particular reference to the genera *Neomeris, Sousa, Delphinus* and *Tursiops* and description of a new Chinese porpoise *(Neomeris asiaeorientalis)*. In: Investigations on Cetacea, (G. Pilleri, ed.). Vol. **4**, pp. 107—162. Berne, Switzerland.
Scheffer, V. B.; Rice, D. W. (1963): A list of the marine mammals of the world. U. S. Fish Wildlife Serv., Spec. Sci. Rep. Fish. **431**, 1—12.
True, F. W. (1889): Contributions to the natural history of the cetaceans, a review of the family Delphinidae. Bull. U. S. Nat. Mus. **36**, 1—191.

Author's address: Robert L. Brownell, Jr., Research Collaborator, Department of Vertebrate Zoology, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D. C. 20560, USA

Copulatory behavior, gestation and parturition of the tayra (*Eira barbara* L., 1758)

By I. Poglayen-Neuwall

Receipt of Ms. 5. 8. 1974

Introduction

In the extensive literature on members of the family Mustelidae little has been published on the behavior and biology of the tayra, *Eira barbara* (Kaufmann and Kaufmann 1965; Brosset 1968). Although this species is represented in most major zoo collections, captive breeding has been rare and nothing has been reported on sexual behavior, although tayras show some peculiarities not found in other mustelids.

Material

The Louisville Zoological Garden received a tame ♂, about 1½ years old on May 4, 1969, and on May 6, 1969, a semi-tame ♀, not fully grown, and estimated to have been about 7 months of age; the latter animal was collected in Columbia. Both animals were housed in an oval-shaped, modified corn crib (Behlen Mfg. Co., Columbus, Neb.) of 6.10×3.66 ×6.10 m. This cage-like enclosure is covered by a solid roof, has a concrete floor, climbing branches, a boulder (60×80 cm) and a concrete den with two partitions (71×92×71 cm

Z. Säugetierkunde 40 (1975) 176—189

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Table

Register of captive births

Location	Month/	Jear	Number/ Sex	Sur-vival	Reported
Birmingham, England	—	1966	0,0,1	—	JARVIS, Int. Zoo Yb. **8**, 1968
	—	1968	0,0,1	—	LUCAS, Int. Zoo. Yb. **10**, 1970
Krefeld, Germany	11	1965	2,1	1,1	ENCKE, Int. Zoo Yb. **8**, 1968
	8	1969	2,0	1,0	LUCAS, Int. Zoo Yb. **11**, 1971
Lima, Peru	—	1971	0,0,1	—	DUPLAIX-HALL, Int. Zoo Yb. **13**, 1973
Lincoln, Nebraska	7	1972	2,0	2,0	VAUGHN, in litt. 1972
	3	1973	1,1	1,1	VAUGHN, in litt. 1973
London, England	9	1878	0,0,2	?	CRANDALL, 1964
	6	1973	0,1,1,	—	BRAMBELL, in litt. 1973
London (GLC), England	8	1966	0,1	0,1	SAWYER, in litt. 1973
Los Angeles, Calif.	8	1968	0,0,1	—	CROTTY, in litt. 1973
	11	1969	0,0,2	—	„ „ „ „
	8	1972	1,1	—	„ „ „ „
Louisville, Kentucky	12	1972	1,1	1,0	POGLAYEN-NEUWALL, Int. Zoo
	3	1973	1,1	1,1	News, **20** (1 and 3) 1973
	10	1973	1,1	1,1	POGLAYEN-NEUWALL, Int. Zoo News 1974
	7	1974	0,1	0,1	POGLAYEN-NEUWALL (unpubl.)
San Diego, Calif.	5	1965	0,1	—	HILL, in litt. 1973
	9	1965	0,0,1	—	„ „ „ „
	1	1966	1,0	—	„ „ „ „
	9	1966	1,1	—	„ „ „ „
	12	1966	1,1	—	„ „ „ „
San Francisco, Calif.	11	1973	1,1,1	1,1	REYNOLDS, in litt. 1974
Tarpon Springs, Fla.	—	1969	0,0,2	—	JERKINS, pers. comm. 1972
	—	1970	0,2	0,2	„ „ „ „

(1,1 = 1 ♂, 1 ♀; 0,1 = 1 ♀; 0,0,3 = 3 animals of unidentified sex)

each; inner dimensions). The dens are not heated in winter, but are tightly packed with hay which provides adequate insulation; the animals always den together which generates and preserves body warmth. Some protection from wind, driving rain and snow is afforded by a dense screen of tall juniper trees along the northern and western perimeter. The animals have survived without harm short spells of temperatures of down to —21° C with high relative humidity (POGLAYEN-NEUWALL 1970). They have been kept in this enclosure together continually except during the late stage of pregnancies and varying periods of postpartum when the ♀ or the ♂ was moved indoors.

Measurements of the mature animals are as follows:

♂ Weight: 5,954 g; head-body: 665 mm; tail: 353 mm; hind foot: 106 mm (+ 10 mm claw); ear: 37 mm; The ♂ possesses a large, pendulous but empty penis sheeth (44.5 mm) with a subterminal slit; the penis is retracted into the body. The testes are large and very conspicuous (36×21 mm, measured on the live, anesthetized animal).

♀ Weight: 4,002 g; head-body: 598.5 mm; tail: 389 mm; hind foot: 97 mm (+ 9.5 mm claw); ear: 38 mm.

The animals are fed twice daily, in the morning 1 banana, 1/4 apple or orange, 4 grapes; in the afternoon 400 g of a commercial meat diet (Zu/Preem, Hills Division of Riviana Foods, Topeka, Ks.), 1 skinned chicken neck and twice a week 1 egg and 1 chick or pigeon (rarely a rodent); all amounts are per animal. See also CRANDALL (1964) for additional comments on maintenance.

Tayras seem totally diurnal, and at least at the Louisville and Albuquerque Zoos, retire to their dens at dusk and rise as late as about 07.00 to 07.30 hrs on summer mornings. The animals display much activity (pacing, trotting, climbing — but no stereotyped locomotory patterns) interrupted only by brief periods (5—30 minutes) of dozing astride a tree limb



Fig. 1. ♂ in cooling bath

or on the flat roof of the den. In hot weather a tayra may enter a tub of water (diameter 60 cm, depth 25 cm) with its forefeet, and by alternating movements splash water onto its ventrum; less often an animal will completely enter the tub, circle 3—4 times, then rest in a sitting or crouched position and after 2—3 minutes leave the tub again. This is in contrast with other observations (Brosset 1968; Kaufmann and Kaufmann 1965 pers. observ. at Albuquerque Zoo 1961—63) where tayras would not voluntarily enter any body of water. Activity on cold winter days is reduced; the animals leave the den considerably later and re-enter it earlier. On very cold days, the den is only left for voiding and feeding. The dens are kept clean and defecation and micturition seem to occur randomly on the ground, although some preference is given to the top of the boulder; the lactating ♀, however, and later her yonug do use a common toilet area away from the den (Poglayen-Neuwall and Poglayen-Neuwall in preparation).

Chronology and description of sexual episodes

The earliest observation of any sexual interest of the ♂ were made on October 4 and 5, 1970, when the ♂ pursued the coy ♀, which resisted his advances with loud staccato "kecker" vocalisations. The next day the ♂ succeeded in mounting the ♀ several times, holding and positioning her by gripping the dorsal surface of her neck with his teeth. The ♀ was not submissive although her vulva was somewhat enlarged. The ♂ made several pelvic thrusts, but there was no intromission. Each of the attempted copulations lasted from 2—5 minutes.

The next sexual activity occurred from February 28 through March 3, 1971. Up to 13 mountings/day with two definite penetrations were reported.

From June 4 to June 12, 1971, intermittent mountings without intromission were noted.

The ♂ again pursued the ♀ between January 3 and 12, 1972 and April 9 and 16, of the same year without observed intromission.

On October 8, 1972, the ♂ mounted and held the ♀ with neck grip for 25 minutes, but did not penetrate and thrust. The ♀ showed a slightly inflated vulva. The following day ♂ and ♀ remained united for 22 minutes, the ♂ thrusting and uttering scratchy rasping sounds (= low-pitched segmented b-a-a-a call, Kaufmann and Kaufmann 1965). Intromission was not ascertained with certainty. Also on October 11, 12, 16 and 24 attempts at copulation without penetration were reported to the writer or observed by him. In each case the ♀ appeared distinctly coy. On October 25 at last, intromission was observed which lasted 35 minutes, and again on the 26th with a duration of 5 minutes. Another, unsuccessful, copulation took place on October 27 (10 minutes) and one with penetration of a few minutes, on October 28.

By December 26, symptoms of advanced pregnancy (enlarged rear of abdomen, extended teats) were clear; the ♀ was moved indoors and gave birth to twins on

December 30, about 15.00 hrs. The ♂ young was removed when a day old and the ♀ young was killed and consumed by the mother about 5 days later.

The adult ♂ was introduced to the ♀ on January 10, 1973. On January 11, he tried to mount, kept the twisting, loudly vocalising (rasping sounds and kecker) and fighting ♀ in the neck grip and thrusted with the ♀ in lateral position; penetration was unlikely. Once more, a few hours later, the ♂ attempted copulation, holding the ♀'s scruff of the nape with his teeth and dragging her a short distance. The ♀ continually growled and uttered high-pitched kecker and also released a strong smelling musky odor from the anal glands (noticed most often in young animals as fright and alarm reaction).

January 12: the ♂ failed again to mount and after neck bite and some dragging (50 cm) let the ♀ go. The ♀'s vulva was in diestrous condition.

Between January 12 and 17 open hostility of the ♀ toward the ♂ erupted, manifested in snorting, growls, high-pitched clicking and keckering and assumption of threat position: head stretched forward and held below the line of the spine, mouth slightly open, hairs of tail erected. The ♀ may lunge at the ♂ when he approaches to about 30 cm and she may lower her rear end (similar to micturition position) and turn on the spot always facing the ♂. The marking frequency of the ♀ was greatly increased (mostly with emission of a few drops of urine) consisting of 1–2 perineal drags, and often subsequent sniffing. The "threat face" of the tayra at strongest provocation (not occurring in the sexual context) consists, in addition to the above, of slight drawing back of the corners of the mouth, raising of the upper lip and nose whereby upper canines, incisors and gums are exposed and transverse folds appear on the ridge of the nose; the ears which have limited mobility are laid back. Sharp and loud staccato kecker and copious flow of saliva with formation of bubbles is striking.

On January 17 both animals were transferred back to their old quarters and in the afternoon the ♂ again mounted the ♀. He held her by the nape for 25 minutes, stimulating her with pushing motions of his wrists at her flanks, but without intromission. The ♀ remained silent, but the ♂ was very vocal, keckering and uttering rasping sounds. On January 18, four copulations, two possibly with intromission, were recorded, which lasted 3 and 8 minutes; the other two were probably disrupted by zoo visitors. The ♀'s vulva was only slightly swollen. January 19: one mounting



Fig. 2. ♂ mounting ♀; note nape bite and large scrotum



Fig. 3. Mounting of ♂ by ♀; note absence of nape bite

(16 minutes) was observed with stimulation movements and series of thrusts. Intromission was doubtful. January 20: a long lasting copulation (86 minutes) was seen during which the ♂ lost intravaginal contact once. The vulva of the ♀ was conspicuously swollen. On January 21 the ♀ struggled and thwarted the ♂, which broke off his attempts of mounting after 10 minutes.

On March 20 the obviously pregnant ♀ was removed from exhibition and parturition of two young was observed on March 25 at 15.26 hrs and between 15.50 and 15.56 hrs.

The ♀ was returned to her mate on July 4. As the animals met, they sniffed one another anally and the ♂ then tried to mount the ♀ which was not in estrus; he grasped her by the nape and threw her over on her side. After 5 minutes all sexual activity ceased.

The next sexual bouts occurred on August 21, when the ♂ repeatedly got hold of the ♀'s scruff and mounted once, without penetration. August 25: the ♀'s vulva was noticeably enlarged and the ♂ followed her round the cage continuously. The ♀ frustrated him by withdrawal and avoidance; when he succeeded to mount she dragged him over a meter. No intromission took place. August 26: upon my arrival at 07.30 hrs, a copulation in course broke up. Minutes later the ♀ followed the ♂, sniffed at him anally (scrotally ?), mounted (without neck bite) and carried out "stimulation movements" with the wrists against the flanks of the ♂ while both held still for 20 seconds; then the ♀ dismounted. Stimulation movements may last from 2–7 seconds. Mountings by the ♀ were repeated 10 times in 45 minutes. Her vulva was extremely swollen, evidence of the condition of heat. For the following two hours the ♀ intermittently solicited the ♂, which culminated in a successful copulation.

Protocol

August 26, 08.19 hrs: ♀ climbs onto boulder, marks the top with anal drag (15 cm), descends and scratches on the concrete floor with both hind feet simultaneously four times; shortly afterwards she mounts the ♂ again, then urinates and performs the usual anal dab (also observed in ♂♂ after defecation/urination) and scratches again with both feet backward, this time only indicated by lowering and raising (flexing and straightening) the hind legs.



Fig. 4. Copulation. Note position of forepaws of the ♂

Scratching was observed strictly in the context of sexual situations (with one exception of the ♂ and one of the ♀), much more often in the ♀ than in the ♂; it may or may not be accompanied by the discharge of a few droplets of urine. The ♂ performs scratching with alternating movements of the feet as often as with simultaneous. movements. While scratching with the hind feet, the animal may actually move forward with all four. Once the ♂ was seen after a successful copulation urinating with three short squirts and subsequent vigorous scratching.

09.40 hrs: ♂ approaches ♀, gets hold of the scruff of her nape, mounts and stimulates with rapid, quivering, pushing motions with the radial sesamoid bone of the wrists against the flanks of the ♀, followed by intromission. Every 30—120 seconds the ♂ carries out a brief series of quick pelvic thrusts of about 4—12 seconds. There may be 10—40 (average 20—30) thrusts per 5 seconds. During copulation, which takes place normally in standing or crouched position, the ♀ (or both animals) may roll to the side, for short periods of time, during which the copulation continues essentially unhindered. Both animals remain silent throughout, until about the last 5 minutes (of this 50 minute bout), when the ♀ begins to utter rasping cries and the ♂ snorts heavily. Whether or not it is the ♀ that eventually pulls away from him, or the ♂ that releases her is difficult to see.

August 27, 07.10 hrs: ♂ awakens, runs about the enclosure, then noticing the observer turns back and forth along the fence in a stereotyped manner, trying to arouse the observer's attention and elicit stroking.

07.30 hrs: ♀ gets up, leaves den, defecates, then trots around for several minutes, lowers rear, discharges a droplet of urine and scratches on floor. Vulva is still swollen as on previous day. She demonstrates increased intensity of lowpitched clicking sounds, specially when near the ♂.

07.45 hrs: ♀ smells at ♂'s anal region, mounts and briefly stimulates ♂, while keeping her head resting on his back; ♂ sits down, turns head to ♀ and grooms her



Fig. 5. Embrace. Both animals have rolled into lateral recumbency

nibbling on back and neck. Intention movement of mounting by ♂, ♀ utters low rasping sounds.

Within the next hour there were 12 more mountings by the ♀, mostly accompanied by grooming of the ♂ by the ♀ or mutual grooming (licking and nibbling); it was the ♀ that emitted frequent low-pitched rasping sounds during this interaction.

09.30 hrs: ♂ mounts ♀ with neck bite immediately following; until penetration is attained the ♀ loudly utters rasping cries. Copulation lasts one hour.

The ♂ mounted again in the afternoon, but it did not come to a penetration; after several minutes the ♀ was able to extricate herself. August 28: also on this day the ♀ frequently solicited the ♂, but the ♂ did not respond. Possibly again zoo visitors disturbed the animals and discouraged copulation. On August 29 the vulva of the ♀ was slightly less swollen and on the 31st it was reduced to normal size.

On October 30 again twins were born at 13.32 and 13.48 hrs. After the third litter, the ♀ was reunited with the ♂ on April 11, 1974, 165 days postpartum and entered her first estrus on April 30. Estrus lasted 13 days with copulations with intromission on the 5th, 6th and 8th day. On July 10 a single young was born between 18.00 and 20.00 hrs.

Protocol

June 30, 1973, 08.30 hrs: one young ♀ (96 days old, weight 1,814.4 g) exercising on the cage floor is taken by the mother by the nape (which is the typical carrying method of the young); she is trying to retrieve the rather heavy offspring to the elevated nest box. While still on the floor, she suddenly assumes lateral recumbency with the young (keeping up the grip at the nape) and stimulates the young with her wrists in an ambivalent male-like fashion. Stimulation movements are continued for 20 seconds and then again for 8 seconds, before letting the young go.

March 20, 1973: a young ♂ (80 days) raised by us, played often with a twisted piece of cloth, that was attached overhead and dangled to the floor. Every so often the animal grasped it between his wrists and quivered rhythmically and rapidly up to 80 seconds. This was the first observation of a behavior belonging to the sexual sphere. As this animal grew older, these actions became more frequent. GOETHE (1964) reports phenomena of puberty for juvenile ♂♂ of the least weasel *(M. nivalis)* in their 14th week.

Births

On March 20, 1973 the ♀ was transferred to an indoor enclosure (2.40×4×2.40 m) to have her second litter in a secluded and controlled (heated) environment. The enclosure was equiped with climbing branches and a nest box (40×50×50 cm) with half of the top covered and with an opening (17×18 cm) on a side. The box was attached 1.30 m above the cage floor. Hay was provided as nesting material, but soon discarded by the tayra.

Parturition took place on March 25. During the morning of this day the animal appeared restless, running about the cage, frequently uttering clicking vocalizations and rasping cries; her feces were rather thin and unusually black; the color of the feces remained dark also during the 24 hours postpartum. The restlessness of the animal grew after 13.00 hrs. At 15.20 hrs I was alarmed by a loud kecker-scream, followed by a prolonged growl. The ♀ circles three times in the nest box privoting around herself, then settled down briefly. About one minute later she began to lick her vulva intensively and 5 minutes thereafter a fetus was expelled quickly in anterior (head-first) presentation. At 15.33 hrs the ♀ left the box for a couple of minutes to feed. At 15.50 hrs she growled loudly squatting in the nest box, lowering

and raising the ano-genital region and whipping with the proximal section of the tail up and down; strong contractions, between 6 and 10 per minute, were observed. The second fetus was expelled at 15.54 hrs, immediately followed by the delivery of the placenta. There was practically no loss of blood.

The third birth occurred on October 30, 1973. Since about September 25, the abdomen of the ♀ had become gradually enlarged and by October 11, also the teats, normally hidden in the fur, were noticeably lengthened while the abdomen had assumed a greatly inflated pear-like shape. On October 23 the animal was returned to the indoor cage in our house, where she immediately settled down.

Around 11.00 hrs of October 30 the ♀ showed increasing restlessness and at 13.00 hrs labor started, indicated by panting, rasping cries and occasional keckering and growling vocalizations. The animal moved around in her nest box, settled down again and at 13.10 hrs the first heavy contractions became noticeable; at 13.15 hrs a gush of amniotic fluid was released and the ♀ continued to press vigorously. At 13.24 hrs the tail of the fetus appeared outside the birth canal; the ♀ left the nest box at 13.30 hrs, climbed to the cage floor and began to walk in a tight circle; then she stood still, lowered her rear slightly and expelled one young and the placenta at the same time. The birth membranes, partly torn during parturition, were removed by licking and were ingested by the ♀; at this time also the umbilical cord was severed close to the belly of the neonate and eaten with the placenta. At 13.36 hrs the mother grasped the neonate with the teeth around the middle of its body and carried it up and into the nest box.

Renewed labor and contractions set in at 13.44 hrs and at 13.47 hrs the ♀ assumed a "sitting" posture on the small of her back, hind legs stretched and slightly straddling, forelegs braced to the floor of the box, laterally of the thighs. Shortly the head of the fetus emerged in the vaginal opening and the mother bent forward and grasped it with her mouth and pulled it out completely. At 13.49 hrs the ♀ took hold of the umbilical cord with her teeth and pulled the placenta, which she devoured immediately. Only now the ♀ began to lick dry the second young; this was continued for the next 6 minutes. The first suckling of a young was observed at 14.10 hours.

While the birth of the first young, a breech presentation, took 32 minutes from the onset of labor to the completed expulsion of the fetus, the birth of the other sibling lasted only 5 minutes. It was not possible to determine the end of the "dilation period" and the beginning of the "expulsion period" as defined by Naaktgeboren and Slijper (1970).

Discussion

All sexual activities and other social interactions between adults take place during daytime. Kaufmann and Kaufmann (1965) however, suspect some nocturnal mating. The pattern of sexual behavior of the tayra fits well into the one described for many mustelid species (especially the Mustelinae). The most notable distinction is the development of a radially located sesamoid bone of the wrist, especially prominent in the ♂ tayra. It is used for sexual stimulation of the ♀. A similar structure and function has been reported for only one other mammalian species, the kinkajou, *Potos flavus* (Poglayen-Neuwall 1962 in press). It probably evolved independently in these two carnivores. In *Potos* stimulatory movements occur both before intromission and throughout copulation, whereas in *Eira* such movements serve only as a prelude to intromission and, penetration achieved, discontinue altogether. In *Eira* stimulatory movements are carried out with much greater speed than in *Potos*. In both species the plantar surfaces are directed outward while stimulating. It has not

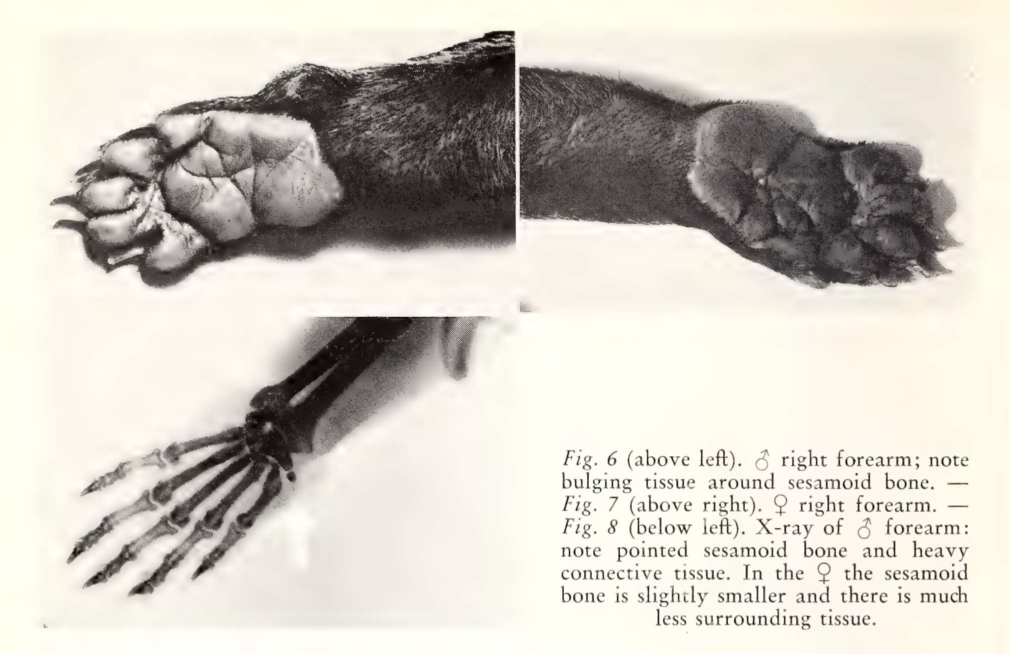


Fig. 6 (above left). ♂ right forearm; note bulging tissue around sesamoid bone. — *Fig. 7* (above right). ♀ right forearm. — *Fig. 8* (below left). X-ray of ♂ forearm: note pointed sesamoid bone and heavy connective tissue. In the ♀ the sesamoid bone is slightly smaller and there is much less surrounding tissue.

been observed in *Potos,* that in the ♀'s behavioral repertoire stimulation movements occur as well. They are incorporated in a behavioral sequence which I have called "solicitation" rather than "courtship", since the term courtship evokes the notion of strict ♂ behavior. This behavior pattern also occurs outside the heat period, coupled with mountings of a few seconds to 77 seconds duration. Only after the ♀ has reached full estrus, evidenced by both vulval enlargement and high intensity soliciting behavior, successful copulations do take place; nevertheless the ♂ may try to mount the ♀ well before she has attained the peak of her heat. Mounting intention movements by the ♂ and especially mountings with and without stimulation movements by the unestrous ♀ may also have a non-sexual social significance, such as submissivness, dominance display by the ♂ or "greeting" after a time of separation. It should be added that the ♀ very rarely and only briefly uses the neck bite when in heat and never outside the heat. Sexual activity after varying periods of separation of animals of the opposite sex within hours or days on the part of the ♂ has occasionally been observed in other carnivores, e. g. kinkajous (Poglayen-Neuwall 1962; Clift 1967), olingos, *Bassaricyon* (Poglayen-Neuwall and Poglayen-Neuwall 1965; Poglayen-Neuwall, in press), and cacomistles, *Bassarsicus sumichrasti* (Poglayen-Neuwall 1973; unpublished). The solicitation of the ♂ by the ♀ consists of brief anal sniffing, mounting, stimulation movements (which may or may not occur) and dismounting. A rasping sound is sometimes uttered by the ♀ (seldom by the ♂), and during the peak of the heat, the ♀ utters rapid high intensity clicking vocalizations, probably signifying (as in other contexts) low-level excitement and readiness for social contact. At least while in heat, at the end of the mount the ♀ initiates grooming (nibbling, licking) which the ♂ often reciprocates. Copulatory thrusts by the ♀ are not part of this behavior sequence and have never been observed. The fact that mounting by the ♀ is relatively often seen outside the heat period (though not nearly as frequently as during heat) leads me to interpret this as a hypertrophied behavior due to the influences of confinement.

The motivation of the ♀ stimulating her three months old ♀ young, must at this time remain obscure.

Stimulatory movements of our young ♂ on a substitute object like the dangling cloth or the arm of my wife, and of a juvenile ♂ of BROSSET (1968), considerably older than our ♂, are likely expressions of early onset of puberty, sexual frustrations or sexual mal-imprinting.

It is assumed that the sexual interactions between the Louisville Zoo's adult animals on October 4 and 5, 1970 may well have marked the first (weak) period of heat of the ♀ then about two years old. ENCKE's (1968) ♀ of known (estimated) age went through her first mating experience at almost three years of age.

BROSSET (1968) correctly assumes that the ♂ is ready for sexual interaction at any time of the year; he is, however, misinterpreting the "cramp-like vibrations of the body" ("Lorsque le pénis entre superficiellement en contact avec la peau humaine, le corps de l'animal est agité d'une série de tremblements smasmodiques . . ."), which actually can only be stimulatory movements of the wrists, whose vibrations do radiate over the entire arm also involving the shoulder region. It would be wrong to generalise BROSSET's statement that in his animal the testes descended into the scrotum as late as age 10—12 months. KAUFMANN and KAUFMANN (1965) quote the approximate age when the testes of their ♂ descended as 6 months. In one of our mother-raised young tiny testes could be felt for the first time at 37 days. In a young of another litter they could be palpated at 54 days (5 mm) and had grown intrascrotally to approximately 15×8 mm at 5 months; in the hand-reared individual they measured about 15 mm at 140 days and had increased to 23×15 mm at 8 months.

Copulations in the laboratory occur always on the ground, a habit which I believe to be true also in the wild. The animals are reported to be as much terrestrial as arboreal, and because of the nature of the copulatory behavior it can be presumed that it takes place mainly if not exclusively on the ground.

During attampted and more so during successful copulations, dragging of the ♂ by the ♀ or vice versa covers only short distances and frequently does not occur at all. In other species it seems that dragging of the ♀ by the ♂ is an obligatory prelude to copulation and of considerable duration, e. g. *Mustela furo, M. putorius.* In *Martes* pre-copulatory behavior may consist of mountings of the ♀ as well as the ♂. *M. putorius* and *M. erminea* also show sometimes a "change of roles" at the peak of the heat, including nape bite, mounting and nibbling of the back of the ♂ by the ♀ (GOETHE 1964; EIBL-EIBESFELDT 1956). The tayra's behavior differs from the foregoing not only in details (no nape bite; stimulatory movements), but it is present, though at much lower intensity, also outside estrus, when the ♂ does not respond in any way. VAUGHN (in litt. 1972) states that mating of his tayras took place at varying times of the day, "the ♂ holding onto the ♀'s neck and she would give out 'screech sounds'. Matings lasted often over 20 minutes and fighting would be rather violent during these times. The ♂ was often pursuing the ♀ for long periods of time".

The ♀ or both ♂ and ♀ lie on their sides during copulation for brief periods (up to 6 minutes) only, which according to GOETHE (1964) is characteristic for *Martes.* Vocalizations (rasping sounds, kecker, snorts) are uttered by one or both animals during unsuccessful copulations, i. e. when the ♀ has not yet reached full estrus or is passed full estrus. Eventually copulations become essentially silent as the ♀ becomes more submissive; shortly before the termination of the copulation, the ♀ begins to struggle and vocalise.

Martes, M. putorius and *M. nivalis* ♀♀ demonstrate their willingness to copulate by holding the tail straight up or at an angle above the back; *M. putorius* ♀♀ also

invite the ♂, uttering clucking sounds (which also the ♂ emits) and by offering nape and ano-genital region (EIBL-EIBESFELDT 1955); shaking of the ♀ by the ♂ reported by HERTER (1953) does not occur in *Eira*. The akinesis of the ♀ weasel to be caused by the nape bite is certainly far from complete in the tayra, as the ♀ continues for much of the time to crawl forward or in a circle; neither have we observed in the tayra the ♂ dragging the ♀ over distances greater than 1.5 m or so, unlike in *M. nivalis* (FRANK 1962, cit. in GOETHE 1964), or in the ferret, *M. furo* (pers. observation). As in *Martes* tayras also do not fall to the side in exhaustion at the end of the copulation, but rather quickly separate.

Scratching with the hind feet on the ground has been observed almost exclusively in sexual situations with tayras. HERTER and OHM-KETTNER (1954) who have observed similar behavior in both sexes of the pine marten *(M. martes)* in other than sexual contexts interpret this behavior as a threat gesture.

Duration and frequency of copulations may be species-typical. The compilation below follows GOETHE (1964) where not otherwise indicated:

Martes sp.	3 copulations, each about 5 minutes (observation in the wild)
M. martes	30—60 minutes (LANDOWSKI 1962)
M. zibellina	30 minutes
Mustela putorius	over 60 minutes
M. furo	over 60 minutes
M. eversmanni	2—3 hours
M. nivalis	1—48 minutes (HEIDT et al. 1968)
M. nivalis	2—3 hours; within 3—4 days 3—5 copulations
M. erminea	2—20 minutes; up to 5 copulations in short sequence (MÜLLER 1970)
M. frenata	2—3 hours (WRIGHT 1948)
M. vison	30—40 minutes
Mephitis sp.	5—20 minutes in sequences of 10 and more copulations

Estrus lasts in *M. eversmanni* 7 days, in *M. putorius* x *M. furo* 9 days (HERTER 1959, cit. in GOETHE 1964), in *Martes* sp. 1—3 days or more, with several copulations/day and up to four receptive phases per breeding season (SCHMIDT 1951). The mink *(M. vison)* is seasonally polyestrous (March—April), a cycle lasting 8—9 days with two days receptivity (ALTMANN and DITTMER 1964). Estrus in the grison *(Galictis cuja)* appears to have a duration of about 102 days, counting from the onset until the disappearance of the genital tumescence and exsertion (about 6 cm in length) of the ♀♀. Observations by the writer during two years on 2 ♀♀ of the Louisville Zoo revealed a recurrence of estrus in spring (March—July) of each year. If polecat ♀♀ have no opportunity to mate during their regular estrus (the reproductive period lasts throughout March) they may remain in heat until midsummer (REMPE 1957). This phenomenon may also be applicable to the grison and explain these prolonged periods of morphological estrus, since both ♂♂ were for unknown reasons reproductively inactive.

DEWSBURY (1972) in his comprehensive compilation of Mammalian copulatory patterns established a schema of patterns in which the tayra would occupy pattern No. 11; i. e. 1. no copulatory lock; 2. thrusting; 3. no multiple intromissions required to ejaculate; 4. multiple ejaculations probable.

As can be expected of a tropical weasel that lives in an environment without extreme climatic changes and seasonal food shortages, the tayra does not have a delayed implantation. The gestation period is rather short, for the first litter at the Louisville Zoo 63 days and for the second, third and fourth litter 64 days from the

last copulation to parturition. VAUGHN (in litt. 1972) reports: "the mating lasted for some 5 days until May 18, 1972 . . . Birth occurred during the night of July 22, 1972"; this results in a gestation period of 65 days. VAUGHN (in litt. 1973) further writes: "the male became interested in breeding on December 22, 1972. Actual breeding took place from December 25 to December 31 . . .". With March 4, 1973, as the birth date this would suggest a gestation period of 64 days[1]. SAWYER, R. C. J. (in litt. 1973) mentions a gestation period of "approximately 8 to 9 weeks" for a tayra at a facility of the Greater London Counsil's Parks Department in 1966.

Acknowledgements

Thanks are due to several employees of the Children's Zoo at the Lousville Zoological Garden, namely Dr. INGEBORG POGLAYEN-NEUWALL, MARIAN JONES and ALICE HINTON, who made and reported many observations from 1969 till 1972.

Summary

1. The first estrus a ♀ tayra can experience does not occur before age two years. The periods of heat with vulval enlargement, attempted and successful, copulations may last from 3 to 20 days (3, 4, 8, 9, 20, 4, 7, 12 pers. observations; 5, 10 VAUGHN, in litt., 1972 and 1973). Up to three periods of heat per year have been noticed.
2. The ♂ may attempt to copulate with the ♀ before she has reached full estrus and under certain conditions (reunion after separation) even when the ♀ is in diestrus. The coy ♀ will struggle and the ♂ may drag her around (or be dragged in the process) with a firm grip on the ♀'s neck. Mounting may or may not be successful, but no penetration occurs. There is considerable vocalising, especially by the ♀.
3. When the ♀ is at the peak of heat she will demonstrate a "soliciting" behavior, consisting of clicking vocalizations, anal sniffing, mounting of the ♂ (up to 70 seconds and usually without nape bite), stimulatory movements and grooming of the ♂, which the ♂ often reciprocates. This ambivalent behavior of the ♀ is also seen less frequently, outside the heat period and then always without nape bite; the ♂ then shows no overt responses.
4. The ♂ eventually mounts with nape bite (the grip on the nape is often attained before mounting), clasping the ♀ in the lumbar region, makes stimulatory pushing movements against the flanks of the ♀ with a specially adapted radial sesamoid bone of the wrist, establishes intravaginal contact and performs brief bouts of pelvic thrusts. Successful copulations may last from 3 to 86 minutes (mean of 7 copulations: 35.3 minutes). Such copulations are essentially silent, though mainly the ♀ may occasionally utter segmented rasping sounds.
5. Simultaneous or alternating scratching with the hind feet, with or without prior voiding of small amounts of urine (or squirting in the ♂) has been observed, much more often in the ♀ and almost always during her heat; the ♂ has shown this behavior once outside the estrus of the ♀ and the ♀ once two hours before parturition. The significance and social function of this behavior is not clear.
6. In the ♂ the testicles descend by the age of 37 days, when they can be palpated, and measure then less than 5 mm. Intrascrotally they continue to grow slowly and steadily and reach their full size probably around 1½ years.
7. The gestation period of *Eira barbara* as determined from six observations is from 63 to 65 days.
8. Two births of sets of twins were described. They lasted from the first labor pains to completed expulsion 6 and 4 minutes for one litter and were both cranial presentations; and 32 and 5 minutes for the other litter, with one breech and one cranial presentation. The fetuses were expelled with intervals of 28 and 17 minutes respectively.

[1] After submission of this manuscript I read the paper by R. VAUGHN on "Breeding the tayra, *Eira barbara*, at Antelope Zoo, Lincoln (Int. Zoo Yb. vol. 14: 120—122, 1974), in which the writer established the two gestation periods of his tayra with 70 and 67 days; these periods were calculated counting from the first day of mating for one and "from the peak of sexual activity" for the other, rather than from the last observed mating.

Zusammenfassung

Paarungsverhalten, Tragzeit und Geburt der Tayra (Eira barbara L., 1758)

1. Frühestens mit 2 Jahren erreicht die ♀ Tayra die Geschlechtsreife (1. Östruszyklus). Hitzeperioden, gekennzeichnet durch Ödematisierung der Vulva und Kopulationen können von 3 bis 20 Tagen dauern (3, 4, 8, 9, 20, 4, 7, 13 Tage, eigene Beobachtungen; 5, 10 Tage, Vaughn in litt. 1972 und 1973). Es wurden bis zu 3 Hitzeperioden pro Jahr beobachtet.
2. Das ♂ versucht nicht selten sich mit dem ♀ zu paaren noch bevor dieses den Östrusgipfel erreicht hat und unter bestimmten Bedingungen (nach Wiederzusammenführung), selbst wenn sich dieses nicht im Östrus befindet. Das spröde ♀ sträubt sich heftig, während das ♂ es mit Nackenbiß am Boden entlangzerrt bzw. vom ♀ nachgezogen wird. Dem ♂ gelingt es oft für kürzere Zeit aufzureiten, doch kommt es zu keiner Intromissio. Während solcher Paarungsversuche vokalisieren die Tiere, besonders das ♀, meist intensiv.
3. Wenn das ♀ sich auf dem Gipfel des Östrus befindet, zeigt es auffälliges Werbeverhalten, das aus Muckern, Analkontrolle am ♂ und Aufreiten (bis zu 70 Sekunden Dauer und gewöhnlich ohne Nackenbiß) mit Stimulationsbewegungen besteht; dabei beknabbert und beleckt es das ♂, was dieses häufig erwidert. Solch ambivalentes Verhalten des ♀ (doch niemals mit Nackenbiß) kann man auch, in weit geringerer Intensität, außerhalb der Hitze beobachten; jedoch reagiert das ♂ dann nicht darauf.
4. Schließlich reitet das ♂ mit Nackenbiß (dieser wird oft noch vor dem Aufreiten angebracht) auf das ♀ auf, umfaßt es mit den Vordergliedmaßen hinten an den Flanken und führt arttypische, stoßende Stimulationsbewegungen mit dem spezialisierten, radialen Sesambein des Carpus gegen die Seiten des ♀ aus. Nachdem die Intromissio gelungen ist, führt es kurze Serien von Friktionsbewegungen durch. Erfolgreiche Kopulationen können von 3 bis 86 Minuten dauern (Durchschnitt aus 7 Kopulationen: 35,3 Minuten). Diese Paarungen gehen im wesentlichen lautlos vor sich, doch mag das ♀ gelegentlich tiefe, gedehnte Kreischlaute ausstoßen.
5. Gleichzeitiges oder abwechselndes Kratzen mit den Hinterbeinen, mit oder ohne vorherige Abgabe einiger Tröpfchen Urin (oder Urinspritzen des ♂) wurde beobachtet, und zwar sehr viel öfter beim ♀ als beim ♂ und fast stets zur Zeit der Hitze des ♀. Das ♂ hat dieses Verhalten nur einmal außerhalb der Hitze des ♀ gezeigt, das ♀ einmal 2 Stunden vor dem Gebären. Die soziale Funktion dieses Verhaltens ist unklar.
6. Die Hoden des ♂ wandern schon im Alter von 37 Tagen ab in das Scrotum, wo sie palpiert werden können; sie messen dann weniger als 5 mm. Im Scrotum wachsen sie langsam weiter und dürften ihre volle Ausbildung nach etwa 1½ Jahren erreichen.
7. Die Tragzeit der Tayra wurde in 6 Fällen ermittelt und beträgt von 63 bis 65 Tagen.
8. Zwei Zwillingsgeburten wurden beschrieben. Eine Geburt dauerte vom Beginn der Wehen bis zur vollständigen Austreibung des Fötus 6 und 4 Minuten (beides Kopfendgeburten), die andere Geburt dauerte 32 und 5 Minuten (mit einer Steiß- und einer Kopfendlage). Die Föten wurden in Abständen von 28 und 17 Minuten ausgestoßen.

Literature

Altmann, P. L.; Dittmer, D. S. (1964): Biological Data Book. Federation Amer. Societies of Biology, Wash. D. C.

Brodmann, K. (1952): Mauswiesel frei im Hause. Köln: Baldwin Pick Verlag.

Brosset, A. (1968): Oberservations sur l'Ethologie du Tayra, *Eira barbara* (Carnivore). Tierre et la Vie **1**, 29—50.

Clieft, C. E. (1967): Notes on Breeding and Rearing of a Kinkajou, *Potos flavus* at Syracuse Zoo. Inter. Zoo Yb., London, **VII**, 126—127.

Crandall, L. S. (1964): Management of Wild Mammals in Captivity. Univ. Chicago Press.

Dewsbury, D. A. (1972): Patterns of Copulatory Behavior in Male Mammals. Quarterly Rev. Biology **47**, 1—33.

Encke, W. (1968): A Note on the Breeding and Rearing of Tayras, *Eira barbara* at Krefeld Zoo. Inter. Zoo Yb. **VIII**, 132.

Eibl-Eibesfeldt, I. (1956): Zur Biologie des Iltis *(Putorius putorius* L.). Zool. Anz. Suppl. **19**, 304—314.

Goethe, F. (1964): Das Verhalten der Musteliden. Handb. Zool. **10**, 1—80, Berlin: W. de Gruyter & Co.

Heidt, G. A.; Petersen, M. K.; Kirkland, G. L. (1968): Mating behavior and development of least weasels *(Mustela nivalis)* in captivity. J. Mamm. **49**, 413—449.

Herter, K. (1953): Über das Verhalten von Iltissen. Z. Tierpsych. **10**, 56—61.

HERTER, K.; OHM-KETTNER, I. D. (1954): Über die Aufzucht und das Verhalten zweier Baummarder *(Martes martes* L.). Z. Tierpsych. **11**, 113—137.
KAUFMANN, J. H.; KAUFMANN, A. (1965): Observations on the Behavior of Tayras and Grisons. Z. Säugetierkunde **30**, 146—155.
LANDOWSKI J. (1970): Breeding the Pine Marten *(Martes martes* L.) in Captivity. Inter. Zoo Yb. **III**, 21—23.
MÜLLER, H. (1970): Beiträge zur Biologie des Hermelins. Säugetierkundl. Mitt. **18**, 293—380.
NAAKTGEBOREN, C.; SLIJPER, E. J.: Biologie der Geburt. Eine Einführung in die vergleichende Geburtskunde. Hamburg u. Berlin: Parey.
POGLAYEN-NEUWALL, I. (1962): Beiträge zu einem Ethogramm des Wickelbären *(Potos flavus* Schreber). Z. Säugetierkunde **27**, 1—44.
— (1970): Winter 1969—1970 at Louisville Zoo. Int. Zoo. News, Woudenberg, Netherlands, 7, 118—119.
— (1974): Zur Fortpflanzungsbiologie und Jugendentwicklung von *Potos flavus* (Schreber, 1774). Der Zool. Garten (N. F.), Leipzig (inpress.).
REMPE, U. (1957): Beobachtungen über Brunst, Paarung, Tragezeit, Geburt und Kreuzungen bei Mitgliedern der Untergattung *Putorius*. Säugetierkundl. Mitt. **5**, 111—113.
SCHMIDT, F. (1951): Die Marder und ihre Zucht. Beitr. Tierkunde u. Tierzucht **4**. Leipzig: Akad. Verl. Ges. Geest & Portig, K.-G.
WALKER, E. P. (1968): Mammals of the World. **II.**, Baltimore: Johns Hopkins Press.
WRIGHT, P. L. (1948): Breeding habits of captive long-tailed weasels *(Mustela frenata)*, Amer. Midl. Nat. **39**, 338—344.

Author's address: Dr. IVO POGLAYEN-NEUWALL Department of Biology, University of Louisville, Louisville, Kentucky, USA

SCHRIFTENSCHAU

Sambraus, H. H.: **Das Sexualverhalten des Hausrindes speziell des Stieres.** Beiheft 6 zur Z. Tierpsychol. Berlin und Hamburg: Parey 1971. 55 S., 25 Abb., 9 Tab., kart. 18,90 DM.

Untersuchungen zum Verhalten unserer Haustiere sind zwar relativ selten, aber deshalb keineswegs von geringem Interesse. Insbesondere vergleichende Verhaltensstudien an Haussäugetieren und deren wildlebenden Stammformen können mancherlei Hinweise über die Anpassungsfähigkeit der Tiere an neue, besondere Umweltbedingungen geben. Der Autor hat im vorliegenden Heft seine Ergebnisse über das Sexualverhalten von Haustieren (Aberdeen-Angus; Höhenfleckvieh) bei freier Herdenhaltung wie auch während artifizieller Spermagewinnung an sog. Phantomen zusammengetragen. In Ermangelung der echten Stammform wurden zum Vergleich verwandte Wildboviden herangezogen. Die wesentlichsten Ergebnisse der Untersuchungen sind folgende: In beiden Geschlechtern treten bei Hausrindern alle Paarungsverhaltensweisen auf, die auch von Wildrindern bekannt sind, sobald weitgehend uneingeschränkte Haltungsbedingungen — wie bei freier Herdenhaltung — geschaffen werden. Ausfall von Verhaltensformen oder einzelnen Komponenten konnten genauso wenig beobachtet werden wie Modifikationen in den Bewegungsabläufen. Aus wenigen Angaben über die Anzahl der Begattungen bei Wildrindern ist eine domestikationsbedingte Verstärkung der Paarungsbereitschaft anzunehmen. Bei artifizieller Spermagewinnung treten dieselben Verhaltenskomponenten des Stieres auf wie bei Kopulation unter freier Herdenhaltung. Das Aufspringen weiblicher Rinder tritt bei Anwesenheit männlicher Tiere genauso auf wie bei deren Abwesenheit. Es wird nicht als Spiel oder Rangdemonstration gedeutet, da durch Injektion weiblicher Sexualhormone Aufspringaktivitäten auch bei kastrierten Kühen erzielt werden können. Das Aufreiten der Kühe wird als angeborene Verhaltensweise interpretiert, die dem Stier die Suche nach brünstigen Tieren in der Herde erleichtert. Die Phantome wirken auf Stiere je nach Bauweise mehr oder weniger stark aufsprungauslösend, frei laufende brünstige Kühe werden dagegen von allen Stieren besprungen. Das gilt für Stiere, die auf Phantome vorkonditioniert sind wie auch für sexuell unerfahrene.

Insgesamt enthält das Heft viel Information und kann jedem Interessenten empfohlen werden.

D. Kruska, Hannover

Horwich, R. H.: **The ontogeny of social behavior in the Gray Squirrel** *(Sciurus carolinensis).* Fortschritte der Verhaltensforschung **8.** Berlin u. Hamburg: Paul Parey 1972. 103 S., 70 Abb., kt. 39,60 DM.

Kenntnisse von Verhaltensweisen bleiben unvollständig, wenn nur die Endstufen berücksichtigt werden. Leider liegen lückenlose quantitative Untersuchungen der Verhaltensontogenese nur bei sehr wenigen Säugetieren vor. Horwich hat Grauhörnchen (n=23) von der Geburt an beobachtet und die Verhaltensentwicklung, besonders das Sozialverhalten, genau studiert. Folgende Phaseneinteilung wird zugrunde gelegt: 1. Neonat 0—16. Tag: Saugverhalten, Aufrechterhalten des Stoffwechselgleichgewichts, Ausscheidung; 17.—30. Tag: Öffnung der Gehörgänge, Kratzen, Strecken; 31.—40. Tag: Augenöffnung, Beginn des Körperpflege- und Abwehrverhaltens; 41.—70. Tag: Sozialverhalten, Alarmreaktion, Nestbau und Futterverstecken. In der Folgezeit werden Auftreten und Häufigkeitsverteilung vor allem von sexuellem Spiel und Aggressionsverhalten untersucht (3gipflige Verlaufskurve mit Gipfeln im Juli (5. Monat), Oktober (8. Monat), Januar (11. Monat).

In der Ontogenese scheint die Reihenfolge im zeitlichen Ablauf der Handlung beim Erwachsenen parallel zu laufen. Dies wird auch für andere Säuger belegt. Der Vergleich der postnatalen Entwicklung von Sciuridae und Muridae ergab tiefgreifende Unterschiede. Schließlich wird untersucht, inwieweit sich Gemeinsamkeiten im Sozialverhalten bei Säugern nachweisen lassen. Befunde am Rhesusaffen und Menschen werden herangezogen. Die Untersuchung ist grundlegend für weitere Arbeiten mit anderen Säugetieren.

D. Starck, Frankfurt/M.

Langer, G. A.; Brady, A.: **The mammalian myocardium.** New York – London – Sydney – Toronto: J. Wiley & Sons Inc. 1974. 310 S., 13,75 £.

Das von Langer und Brady herausgegebene Werk behandelt in 10 Beiträgen verschiedenen Autoren sehr eingehend auf hohem Niveau die Funktion der Herzmuskelzelle in der mikroskopischen und submikroskopischen Dimension, ist also thematisch wesentlich enger gefaßt als der Titel vermuten läßt. Mit dem Beitrag von Scott, McNutt und Fawcett über „Myocardial Ultrastructure" liegt die modernste und ganz hervorragend illustrierte Bearbeitung des Themas vor. Von großem allgemeinen Interesse dürfte auch der Beitrag von Katz über kontraktile Proteine und von Schwartz über aktiven Transport im Myocard sein. Weitere Kapitel befassen sich mit der Energetik, Elektrophysiologie, Ionenbewegungen, Biochemie, Nervenphysiologie, mit der Coronarphysiologie und dem Versagen des Herzmuskels. Damit liegt ein modernes Sammelwerk vor, das zuverlässig über den modernen Stand der Forschung informiert, aber wohl nur für den Spezialisten auf einem relativ begrenzten Gebiet brauchbar ist. D. Starck, Frankfurt/M.

Angermeier, W. F.; Peters, M.: **Bedingte Reaktionen.** Grundlagen — Beziehungen zur Psychosomatik und Verhaltensmodifikation. Heidelberger Taschenbücher, Band 138. Basistext Psychologie – Medizin. Berlin – Heidelberg – New York, Springer-Verlag 1973. 204 S., 44 Abb., 16,80 DM.

Das Buch gliedert sich in zwei Teile. Teil 1 ist von Angermeier bearbeitet worden und beinhaltet die Grundlagen der Reflexlehre. Der Autor gibt eine Begriffsbestimmung der bedingten Reflexe nach Pawlow und stellt in einer Methodenschau klassische (Pawlow) und moderne (russische und amerikanische Autoren) Versuchsanordnungen vor. Am Beispiel der Speichelproduktion werden Parameter zur Messung bedingter Reaktionen (modern) definiert und diskutiert. Besondere Aufmerksamkeit hat der Verfasser auf die Darstellung der wichtigsten Modelle bedingter Reaktionen gelegt. Diese werden nicht nur erläutert, sondern es wird darüber hinaus versucht, eine Deutung über das Zustandekommen von bedingten Reaktionen zu geben. Dabei werden zwei theoretische Ansätze diskutiert, nämlich die Assoziationstheorie (zeitliches Zusammentreffen von bedingtem und unbedingtem Reiz) und die Effekttheorie (Motivationswirkung des unbedingten Reizes).

Der 2. Teil des Buches (Peters) befaßt sich mit der Bedeutung bedingter Reaktionen für physiologische Prozesse und Krankheiten vegetativen Ursprungs. Hierbei zeigt sich die Notwendigkeit, eine grundlegende Darstellung der Reflextheorie diesem Abschnitt voranzustellen. Teil 1 ist somit Voraussetzung für das Verständnis von Teil 2.

Nach einer Information über das vegetative Nervensystem werden moderne Anwendungsbereiche der bedingten Reaktionen in Psychomatik und Verhaltensmodifikation aufgezeigt. Dabei wird die Problematik, vegetative Reaktionen zu konditionieren, herausgestellt. Vegetative Korrelate wie Kreislauf, Atmung, Hautwiderstand etc. werden bevorzugt als Kriterien emotioneller Reaktionen benutzt. Angst und Aggression stehen bei der Konditionierung emotioneller Reaktionen im Vordergrund. In den Kapiteln IX und X wird der Schwerpunkt der Betrachtung von bedingten Reaktionen auf Lernen am Erfolg verlegt. Beispiele verhaltenstherapeutischer (= lerntheoretischer) Ansätze zur Behandlung von Neurosen unterliegen hier einer kritischen Darstellung. Leider erschweren zuweilen unklare und widersprüchliche Anlagen (limbisches System ist kein Synonym für Riechhirn, S. 108. — Zwischen Lernen am Erfolg und klassischer Konditionierung bestehen keine grundlegenden Unterschiede, und Lernen am Erfolg setzt im Gegensatz zur klassischen Konditionierung eine intakte Großhirnrinde voraus, S. 115 u. 132) das Verständnis dieses komplizierten, z. T. unerforschten Sachverhalts.

Das Buch ist didaktisch vorbildlich aufgemacht. Farbig unterlegte Merksätze, zweifarbige Abbildungen, englische Übersetzung von Fachausdrücken und zusätzlich ein Glossar (deutsch-englisch; englisch-deutsch) tragen erheblich zur Veranschaulichung und zum Verständnis des Textes bei. In dem ausführlichen Literaturverzeichnis befinden sich überwiegend englischsprachige Arbeiten. Für Studenten der Psychologie, Medizin, Psychiatrie und Biologie ist dieses Werk zu empfehlen. P. Ebinger, Hannover

Klemm, M.: **Zoologisches Wörterbuch.** Paläarktische Tiere. (Teil I: Wirbeltiere; Teil II: Wirbellose.) Deutsch/Lateinisch/Russisch – Russisch/Lateinisch/Deutsch. Mit lateinischen Registern. Berlin u. Hamburg: Paul Parey 1973. XVI, 854 S., Gzln. 278,– DM.

Etwa 50 Jahre nach Arbeitsbeginn des Autors und 4 Jahre nach Erscheinen der ersten Lieferung liegt nunmehr mit der 10./11. Lieferung das gesamte Zoologische Wörterbuch vor. Es besteht aus zwei Teilen, die zusammen über 30 000 Wörter aus verschiedenen zoologischen Teildisziplinen in Deutsch / Russisch und Russisch / Deutsch mit den entsprechenden lateinischen Fachbezeichnungen enthalten. Darüber hinaus ist jedem Teil ein Register der wissenschaftlichen Namen angehängt mit Hinweisen auf den deutsch-russischen, bzw. russisch-deutschen Abschnitt. Desweiteren finden sich kurze Verzeichnisse der wichtigsten benutzten deutschsprachigen Literatur und Verzeichnisse der abgekürzten Autorennamen. Ebenso sind jedem Teil Berichtigungen angefügt, und am Schluß des Werkes findet sich ein Anhang über Jagdwaffenkunde.

Das russische Sprachgebiet umfaßt den größten Teil der paläarktischen Region, und die Erstellung des vorliegenden Wörterbuches ist deshalb besonders zu begrüßen, weil deutschen Zoologen, Veterinären und Jägern nun die Orientierung in der russischen Fachliteratur erleichtert wird. Umgekehrt ist mit diesem Buch sicherlich auch russischen Forschern geholfen, welche deutsche Abhandlungen sichten. Am Erscheinen dieses Wörterbuches hat der Autor — nicht zuletzt wegen vieler Rückschläge — lange Zeit gearbeitet, und es ist zu hoffen, daß sich sein Wunsch nach einer Begegnung von russischer und deutscher Forschung mit Hilfe seines Werkes erfüllt. D. Kruska, Hannover

Tembrock, G. (Hrsg.): **Mechanismen der Bewegung und Orientierung der Tiere.** Berlin: Akademie-Verlag 1973. 146 S. 25,— DM.

Diese von Tembrock in deutscher Sprache herausgebrachte Sammlung von Einzelaufsätzen vereinigt ausschließlich russische Arbeiten aus dem Bereich der Hydromechanik und Orientierung, wobei die physikalischen Grundlagen oft stärker betont sind als die biologischen. Es ist in dieser relativ knappen Zusammenstellung natürlich nicht möglich — wie der Titel vermuten lassen könnte — einen nach dem heutigen Forschungsstand erschöpfenden Überblick zu geben; auch nicht, wenn man sich hier auf die „technologische Bedeutung" der biologischen Phänomene beschränkt. Vielmehr handelt es sich um einige Stichproben, deren Mehrzahl auf die Bewegung von wasserlebenden Tieren (Wirbellosen wie Wirbeltieren) ausgerichtet ist und jeweils eine Arbeit zu speziellen Orientierungsproblemen von Fliegenschnäpper, Pelikanen und Honigbiene. Folgende Stichworte mögen den Rahmen andeuten: Oberflächenstrukturen und Reibungswiderstand; Physikalische Gesetzmäßigkeiten beim Tauchen; Mechanische Eigenschaften des Skelettes als Anpassung an die Belastungen beim Tauchen; Orientierung bei verfrachteten Brutvögeln, bei ziehenden Pelikanen und futtersuchenden Bienen.

Leider wird der Wert dieser Zusammenstellung dadurch beeinträchtigt, daß die einzelnen Aufsätze nicht dem Wissenschaftsstand von 1973 entsprechen, die berücksichtigte Literatur entstammt im wesentlichen den 50er und der ersten Hälfte der 60er Jahre. W. Schultz, Kiel

Chapskii, K. K.; Sokolov, V. E.: **Morphology and Ecology of Marine Mammals, Seals, Dolphins, Porpoises.** Moskva 1971. Englische Ausgabe 1973 Israel Program for Scientific Translations Ltd. New York – Toronto: John Wiley and Sons Ltd. 231 S. 9,55 $.

Diese Sammlung von Aufsätzen verschiedener russischer Forscher gibt einen Überblick über Forschungsrichtung und Forschungsstand an marinen Säugetieren in der UdSSR, wobei in geringerem Maße auch Untersuchungen aus anderen Ländern berücksichtigt werden. Untersuchungsobjekt der meisten Arbeiten ist *Tursiops truncatus* Montagu, z. T. die Schwarzmeerart *T. t. ponticus* Barabash. Fragestellungen beziehen sich auf die morphologischen, physiologischen und ethologischen Anpassungen an das Leben im Wasser. Die wichtigsten Themen sind in Stichworten: Die Struktur der Haut als Kälteschutz und im Zusammenhang mit den Schwimmleistungen der Delphine; Thermoregulation bei Robben; Bau und Funktion der Delphinzunge; Biochemische Untersuchungen am Blut des Schwarzmeertümmlers; ethologische und elektrophysiologische Untersuchungen an Experimenten zur Orientierung der Delphine.

Insgesamt eine wertvolle Ergänzung zu den im letzten Jahrzehnt sprunghaft angestiegenen Arbeiten über Bau und Lebensweise mariner Säugetiere. W. Schultz, Kiel

Mammalia depicta

Beihefte zur „Zeitschrift für Säugetierkunde", herausgegeben von Prof. Dr. Dr. h. c. Wolf Herre, Kiel, und Prof. Dr. Manfred Röhrs, Hannover

„Mammalia depicta" ist eine Monographien-Serie über Säugetiere. Sie soll dazu beitragen, das verstreute Einzelwissen kritisch zu sichten und in biologischer Schau zusammenfassend darzustellen. Sämtliche zur Zeit lieferbaren und künftig erscheinenden Hefte der „Mammalia depicta" stehen als Beihefte zur „Zeitschrift für Säugetierkunde" den Mitgliedern der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" mit einem Nachlaß von 20 % zur Verfügung.

1. Der Alpensteinbock in seinem Lebensraum

(*Capra ibex* L.). Ein ökologischer Vergleich. Vor Dr. Bernhard Nievergelt, Zürich. 1966. 85 Seiten mit 40 Abbildungen und 13 Tabellen. Kartoniert 20,— DM

2. Der Blaubock

(*Hippotragus leucophaeus* Pallas, 1766). Eine Dokumentation. Von Dr. Erna Mohr. 1967. 81 Seiten mit 53 Abbildungen und 5 Tabellen. Kartoniert 32,— DM

3. Succession of Rodent Faunas During the Upper Pleistocene of Israel

Morphologie, Taxonomie und Systematik der Nagetierfauna in Israel während des Jüngeren Pleistozäns. Von Dr. Eitan Tchernov, Jerusalem. 1968. 152 Seiten, 130 Abbildungen und Diagramme, 40 Tabellen. Text in Englisch. Kartoniert 52,— DM

4. Das Sozialverhalten des Rehes

(*Capreolus capreolus* L.). Eine Feldstudie. Von Dr. Fred Kurt, Zürich. 2., neubearbeitete und erweiterte Auflage in Vorbereitung

5. Ecology and Behaviour of the Black Rhinoceros

(*Diceros bicornis* L.). A Field Study. Von Prof. Dr. Rudolf Schenkel, Basel, und Dr. Lotte Schenkel-Hulliger, Basel. 1969. 101 Seiten mit 26 Abbildungen und 7 Tabellen. Text in Englisch. Kartoniert 28,— DM

6. The Biology and Behaviour of the Reedbuck in the Kruger National Park

(*Redunca arundinum* Boddaert, 1785). Von Dr. Hartmut Jungius, Kiel. 1971. 106 Seiten mit 32 Abbildungen und 20 Tabellen. Text in Englisch. Kartoniert 34,— DM

7. The Population Dynamics of the Waterbuck in the Sabi-Sand Wildtuin

(*Kobus ellipsiprymnus* Ogilby, 1833). Von Harry John Herbert, Dett/Rhodesien. 1972. 68 Seiten mit 36 Abbildungen und 15 Tabellen. Text in Englisch. Kartoniert 34,— DM

8. Lebensweise und Bedeutung des Luchses in der Kulturlandschaft

dargestellt anhand der Ausrottungsgeschichte in der Schweiz. Von Dr. Kurt Eiberle, Zürich. 1972. 65 Seiten mit 11 Abbildungen und 4 Tabellen. Kartoniert 28,— DM

9. Zur Biologie des Damwildes

(*Cervus dama* L., 1758). Von Dr. Günther Heidemann, Kiel. 1973. 95 Seiten mit 27 Abbildungen und 4 Tabellen. Kartoniert 36,— DM

10. Ökologie und Verhalten des Banteng in Java

(*Bos javanicus*). Von Dr. Ulrich Halder, Basel. In Vorbereitung

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Mammals

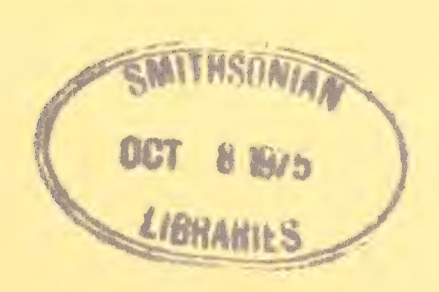
ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

40. BAND · HEFT 4

AUGUST 1975





VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Inhalt

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts and by Current Contents (Series Agriculture, Biology and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

Dieses Heft enthält eine Beilage des Verlages Paul Parey

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

Herausgeberschaft und Schriftleitung: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Herrn Prof. Dr. Manfred Röhrs, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule, 3000 Hannover, Bischofsholer Damm 15. Korrekturfahnen bitten wir z. Hd. Herrn Prof. Dr. Harald Schliemann, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität, 2000 Hamburg 13, Papendamm 3, zurückzusenden.

Manuskripte: Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen, sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse von wenigen Zeilen in deutscher und englischer Sprache sowie eine englische Übersetzung des Titels beizufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerokopie, Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe der von der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH abgeschlossenen Gesamtverträge zu behandeln.

Sonderdrucke: Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 148,— DM zuzügl. amtl. Postgebühren. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 27,20 DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden.

Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Z. Säugetierkunde 40 (1975), 4, S. 193—256
ISSN 0044—3468 / ASTM-Coden: ZSAEA 7 40 (4), 193—256 (1975)

Nahrungsverhalten von Diademmeerkatzen im Nationalpark Kahuzi-Biega, Kivuhochland, Zaire

Von H.-J. Schlichte

Aus dem Institut pour la Recherche Scientifique en Afrique Central (I. R. S. A. C.) Lwiro, Bukavu, Zaire

Eingang des Ms. 6. 1. 1975

1. Einleitung

Die Untersuchung fand im Rahmen des Forschungsprogramms „Ökologie tropischer Wälder" statt, das von der Stiftung Volkswagenwerk getragen wurde. Das Untersuchungsgebiet lag im Nationalpark Kahuzi-Biega, der Republik Zaire. Folgende Gründe sprachen dafür, die Diademmeerkatze als Thema in diesem Programm zu bearbeiten:

– Die Diademmeerkatze (*Cercopithecus mitis stuhlmanni*, nach Rahm 1970) ist eine der häufigsten Arten unter den im Nationalpark auftretenden Primaten, die wiederum entscheidend das Bild der Säugerfauna dieser Gegend bestimmen.
– Ihre Verbreitung reicht von West-Afrika über Zentral-Afrika bis zu den Küsten Ost-Südost-Afrikas (Gartlan und Brain 1968). Sie bewohnt die unterschiedlichsten Vegetationsformen, die Sumpfwald, Bergwald, Küstenwald, Galeriewald und Kulturwald, wie den exotischen Weichholzwald am Mt. Kenya (Omar und de Vos 1970) einschließen. Sie gibt demnach ein gutes Untersuchungsobjekt ab, arboricole Primaten unter den verschiedensten Umweltbedingungen zu studieren. Damit kann der Einfluß ökologischer Faktoren auf die soziale Struktur dieser Art untersucht werden – ein Thema, das gerade in letzter Zeit vielen Autoren der Primatologie besonders dringlich erschien (Crook und Gartlan 1966; Crook 1970; Aldrich-Blake 1970; Eisenberg et al. 1972; Struhsaker 1969; Glander 1973; u. a.).
– Untersuchungen an der Diademmeerkatze sind auch insofern interessant, als bis auf die Arbeiten von Aldrich-Blake (1970) und Omar und de Vos (1970) keine weiteren quantitativen Daten über das Leben dieser Art im Freiland vorliegen.

Die Untersuchung war als Teil des genannten Programms auf drei Jahre angesetzt, mußte aber aus technischen Gründen auf sechs Monate verkürzt werden. Als ersten Teil der vorliegenden Ergebnisse beschreibe ich das Nahrungsverhalten der Diademmeerkatze.

2. Untersuchungsgebiet

2.1. Nationalpark

Das Untersuchungsgebiet liegt in der westlichen Bergkette des Afrikanischen Grabens, an den Ufern des Kivu-Sees (1460 m), auf dem Gelände des Kahuzi-Biega-Nationalparks, der seinen Namen von den beiden beherrschenden Berggipfeln Kahuzi (3308 m) und Biega (2700 m) erhalten hat (Abb. 1).

Z. Säugetierkunde 40 (1975) 193—214

ISSN 0044--3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

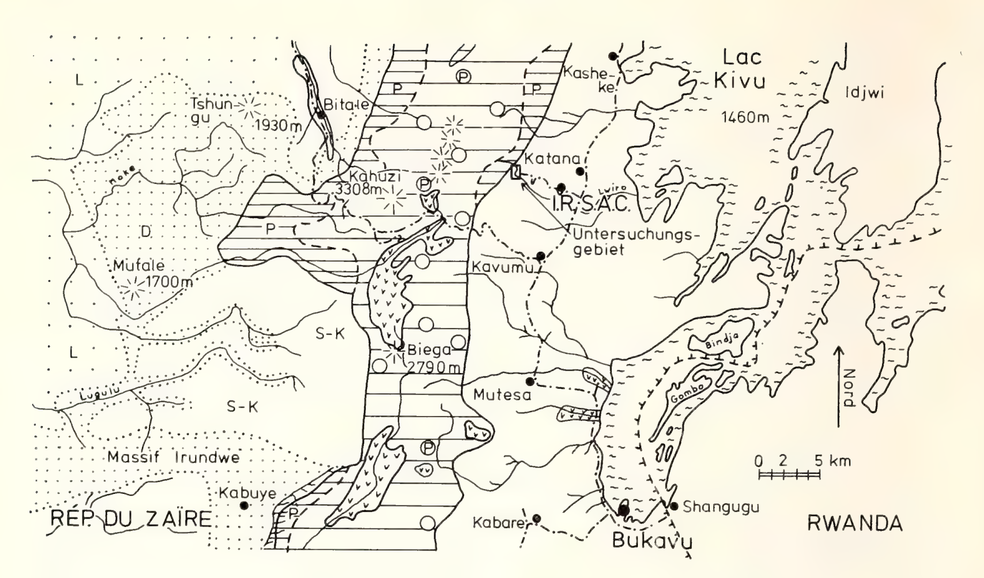


Abb. 1. Vegetation des Kahuzi-Biega-Massiv nach einer Vegetationskarte (1:50 000) von LEONARD (1957—58) und die Lage des Untersuchungsgebietes. Dünne Linien = Flüsse; Strichpunkt-Linien = Straßen; dicke sowie gestrichelte Linien = Vegetationsgrenzen; schwarze Flecken = Städte oder Dörfer. Vegetation: weitschraffiert = hochgelegener Bergwald mit *Arundinaria alpina;* engschraffiert (P) = hochgelegener Bergwald mit *Podocarpus* div.; enggepunktet (D) = Bergwald mittlerer Höhe mit *Drypotes* div.; weitgepunktet = tiefgelegener Bergwald mit *Lebrunia bushaie* u. a.; Flächen mit Häkchen = Sumpf mit *Cyperus latifolius;* freie Flächen (S—K) = Savanne mit *Setaria sphacelata* und *Kotschya africana.*

2.2. Beobachtungsgelände

Für die Untersuchungen wählte ich ein Gebiet am östlichen Rande des Nationalparks aus, 40 km nördlich von Bukavu, unmittelbar in der Nähe des Geländes des Instituts pour la Recherche Scientifique en Afrique Central (I.R.S.A.C.), (geographische Daten: 2° 14,3' S; 28° 48' E). Auf einer Höhe von ca. 2000 m zieht sich entlang eines kleinen Flusses (Lwiro) ein etwa 100 m breiter Vegetationsstreifen, der sich an einer Stelle in ein tiefes Tal ausweitet, dessen Ende eine Verbindung zum ausgedehnten mesophilen Bergwald des Parkes hat (Abb. 2). Die Grenzen des Gebietes bilden auf der einen Seite eine landwirtschaftlich genutzte Wiese, auf der anderen Seite gerodete, nicht genutzte Hänge, von denen aus ich die Affen außerordentlich gut auffinden und beobachten konnte.

Das Beobachtungsgebiet ist zwar wegen der Zusammensetzung seiner Vegetation und seiner isolierten Lage ein Sonderfall, muß aber als natürliches Aufenthaltsgebiet der Diademmeerkatze angesehen werden, an dessen besondere Bedingungen sie sich angepaßt hat. Beobachtungstechnisch hat es erhebliche Vorteile, die man in einem unbegrenzten Waldstück nicht findet: Die dreistrahlige Form des Geländes erleichtert, die einzelnen Gruppen und ihre Aufenthaltsgebiete zu unterscheiden.

2.3. Klima

Von der meteorologischen Station des I.R.S.A.C., die 6 km vom Untersuchungsgebiet entfernt und 300 m tiefer lag, erhielt ich die über mehrere Jahre gesammelten Niederschlags- und Temperaturwerte (Abb. 3). Danach fällt die Trockenperiode in die Monate Juni, Juli und August, während die Regenperiode, mit täglichen, längeren Platz- oder Gewitterregen, im September wieder einsetzt. Die durchschnittliche Tageshöchsttemperatur für 1966—1970 lag entsprechend den Angaben der meteorologischen Station bei 23,7° C, die durchschnittliche Tiefsttemperatur bei 13,4° C. Von dem Untersuchungsgebiet selbst liegen nur qualitative Wetterbeobachtungen vor. Niederschlagswerte erhielt ich von einem in seiner klimatischen Lage vergleichbaren Ort, der ebenfalls am Rande des Parks 10 km südlich auf gleicher Höhe zum Untersuchungsgebiet lag. Nach diesen Niederschlagsdaten fing die Trockenperiode des Jahres 1972 in der Mitte des Monats Juni an und endete Ende August.

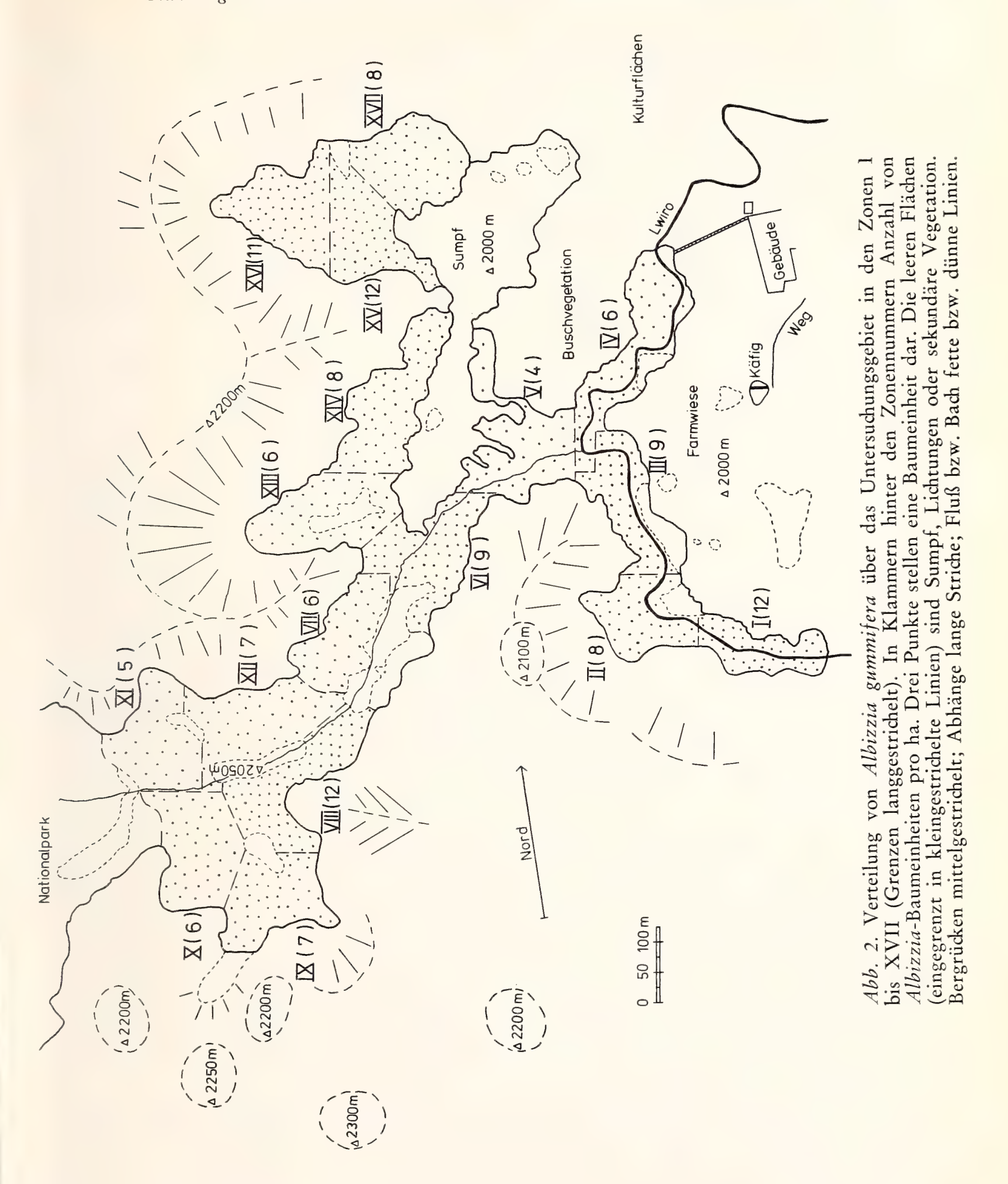


Abb. 2. Verteilung von *Albizzia gummifera* über das Untersuchungsgebiet in den Zonen I bis XVII (Grenzen langgestrichelt). In Klammern hinter den Zonennummern Anzahl von *Albizzia*-Baumeinheiten pro ha. Drei Punkte stellen eine Baumeinheit dar. Die leeren Flächen (eingegrenzt in kleingestrichelte Linien) sind Sumpf, Lichtungen oder sekundäre Vegetation. Bergrücken mittelgestrichelt; Abhänge lange Striche; Fluß bzw. Bach fette bzw. dünne Linien.

2.4. Gruppen und Beobachtungszeitraum

Ich begann die intensiven systematischen Beobachtungen im Juni 1972; ich mußte sie im November abbrechen, da das Programm verlegt wurde.
Im Untersuchungsgebiet lebten drei Gruppen:
— Gruppe A bestand aus 13 Tieren: 1 großes Männchen, 2 kleinere Männchen, 2 babytragende große Weibchen (einem Weibchen fehlte ein Fuß) und 2 kleinere Weibchen, sowie 4 Juvenile, die jedes einem Weibchen zugeordnet waren und zwei Babys.

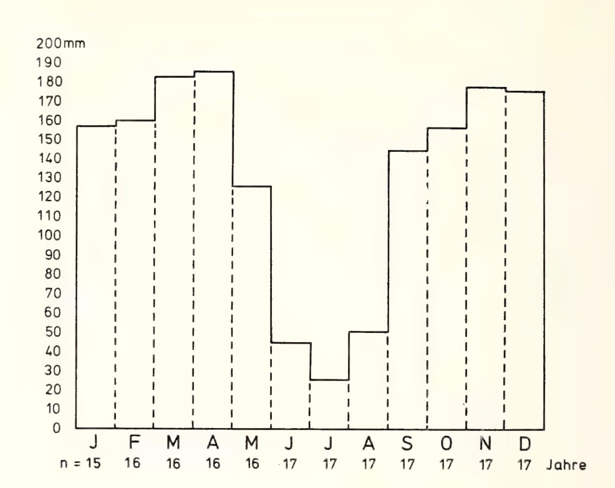


Abb. 3: Durchschnitt der monatlichen Niederschlagsmenge von 1953—1970 nach den Angaben der meteorologischen Station Lwiro/I.R.S.A.C., Rep. Zaire

— Gruppe B zählte 10 bzw. 11 Tiere, darunter ein großes Männchen. Während der Beobachtungszeit wurde ein Baby, das elfte Tier geboren.
— Gruppe C bestand aus 16 Tieren, darunter ein großes Männchen und zwei babyführende Weibchen.

Die Gruppen beobachtete ich mit unterschiedlicher Intensität. Gruppe A am intensivsten, weil ich mit Sicherheit die Geschlechter bestimmen und die Individuen unterscheiden konnte. Die Gruppen A bzw. B besetzten die Zonen I bis XII bzw. VI bis XVII (s. Abb. 2) in einer Größe von je 25 ha. In den Zonen VII bis XII überlappte sich das Aufenthaltsgebiet von Gruppe C mit denen von A und B. Eine detaillierte Analyse der räumlichen und zeitlichen Nutzung dieser Gebiete durch die Gruppen soll in einer weiteren Publikation behandelt werden.

2.5. Die Vegetation und ihre quantitative Beschreibung

Den älteren Baumbestand und einen Teil der Buschvegetation erfaßte ich von den an das Untersuchungsgebiet angrenzenden baumfreien Flächen. Dazu wurde das Beobachtungsgebiet in etwa gleichgroße Flächen eingeteilt (Zonen I—XVII, Abb. 2) und jeweils die Baumkronen bzw. Büsche gezählt. Als Zähleinheit erhielt jede Art einen von mir geschätzten mittleren Kronendurchmesser, so daß z. B. zwei kleine Bäume eine Einheit bildeten (Ergebnisse s. Tab. 1). Diese Art der Vegetationserhebung, die nicht dem Anspruch einer exakten quantitativen Untersuchung genügt, erscheint mir genau genug, um von ihr ein gutes Bild über Typ und Verteilungsart der Vegetation im Untersuchungsgebiet zu erhalten.[1]

Nach der Arbeit von Thomas (1941) läßt sich der Vegetationscharakter des Nationalparkes wie folgt beschreiben:

1. Die alpine Etage von 3200 m an aufwärts, hauptsächlich aus Gramineen bestehend.
2. Die subalpine Etage mit einer Strauchzone aus *Lobelia, Ericaceen, Helichrysum,* einer Parklandschaft aus *Hagenia abyssinicae* (2400—3000 m) und einer Zone aus Bambus *(Arundinaria alpina,* 2200—2400 m).
3. Die Etage des Bergwaldes in Höhe von 1600—2400 m.

Auf der Etage des Bergwaldes unterscheidet Thomas den eigentlichen Montanen Wald mesophilen Charakters, eine sklerophylle Baum- und Strauchvegetation, die je nach Bodenfeuchtigkeit in den verschiedensten Höhen wächst und deren Hauptpflanzenvertreter *Albizzia gummifera, Albizzia grandibracteata, Olea chrysophylla* u. a. sind; schließlich eine sekundäre Vegetation, die z. B. auf verlassenen Rodungen entsteht.

[1] Die Pflanzen wurden anhand des umfangreichen Herbariums im I.R.S.A.C. bestimmt, wobei ich besonders dem Oberlaboranten der botanischen Abteilung, Herrn Jean Ntakiyimana für seine ständige wertvolle Hilfe zu Dank verpflichtet bin.

Tabelle 1

Häufigkeit der wichtigsten Baum- und Straucharten in den Zonen I — XVII des Untersuchungsgebietes

	Alb.	*Sap.*	*Mac.*	*Mil.*	*Syz.*	*Bri.*	*Mae.*	*Con.*	*Neo.*	*New.*	*Nau.*	*Dich.*	*Sym.*	*Pol.*	*Myr.*	*Par.*	*Dom.*	*Hag.*	*Chry.*	Summe	Zone in ha
typ. Vorkommen	SK	?	SE	?	?	?	SE	M	SE	M	?	M	M	SE	M	M	SE	SE	M		
mittl. ⌀ in m	10—12	5—6	5—6	5—6	3—4	3—4	3—4	3—4	5—6	10—12	3—4	3—4	10—12	5—6	10—12	10—12	5—6	5—6	10—12		
Zone I	15	8	15	10	15	7	6	—	3	6	—	—	11	—	4	—	—	—	—	100	1.3
II	14	9	9	7	7	7	8	—	1	—	—	4	—	—	1	—	—	—	—	67	1.7
III	15	23	15	18	24	5	—	1	3	3	—	7	—	—	2	—	—	—	—	116	1.6
IV	13	37	5	33	10	19	—	—	6	—	4	—	—	—	2	1	7	—	—	137	2.3
V	10	18	9	3	24	4	—	1	—	3	13	10	2	—	—	1	1	—	—	99	2.4
VI	20	11	6	2	8	5	—	7	5	5	9	3	1	1	2	2	—	2	—	89	2.3
VII	11	11	15	16	—	7	9	5	4	—	1	2	—	1	—	—	—	2	—	84	1.9
VIII	25	21	13	11	—	3	7	5	6	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	93	2.1
IX	15	5	7	4	—	—	6	3	3	5	1	—	2	8	1	1	—	1	—	62	2.0
X	15	3	7	2	—	—	4	5	—	10	—	—	3	3	—	1	—	—	—	53	2.4
XI	10	4	5	—	—	—	—	12	—	5	—	—	8	3	1	5	—	—	2	55	2.0
XII	16	11	20	1	—	—	3	9	—	6	—	—	1	2	1	2	—	—	—	72	2.4
XIII	12	8	12	9	1	10	4	—	3	—	—	—	—	1	—	—	1	1	—	62	2.1
XIV	20	25	33	2	22	12	—	3	—	—	10	12	3	—	2	4	—	—	—	148	2.4
XV	23	20	13	—	6	3	5	3	3	—	4	4	2	1	1	2	—	—	—	90	2.0
XVI	23	16	13	11	—	6	7	1	13	—	1	—	—	—	2	—	4	—	—	97	2.2
XVII	16	25	7	35	—	15	6	2	5	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	113	2.1
Summe	273	255	204	164	117	103	65	57	55	43	43	42	33	22	19	19	15	6	2	1537	35.2

(Die wissenschaftlichen Pflanzennamen stehen abgekürzt im Tabellenkopf: SE — sekundäre, SK — sklerophylle, M — mesophile Vegetation)

Tabelle 2

Wissenschaftliche Namen der in Tabelle 1 aufgeführten Pflanzen

Baumarten	1. *Albizzia*	*gummifera*	Mimosaceae
	2. *Sapium*	*ellipticum*	Euphorbiaceae
	3. *Macaranga*	*kilimandcharica*	Euphorbiaceae
	4. *Milletia*	*dura*	Papilionaceae
	5. *Neoboutonia*	*macrocalyx*	Euphorbiaceae
	6. *Newtonia*	*buchanii*	Mimosaceae
	7. *Symphonia*	*globulifera*	Guttiferaceae
	8. *Polyscias*	*fulva*	Araliaceae
	9. *Myrianthus*	*holstii*	Moraceae
	10. *Parinari*	*holstii*	Rosaceae
	11. *Dombea*	*goetzenii*	Sterculiaceae
	12. *Hagenia*	*abyssinica*	Rosaceae
	13. *Chrysophyllum*	sp.	Sapotaceae
Sträucher	14. *Syzygium*	*guineense*	Myrtaceae
	15. *Bridelia*	*brideliifolia*	Euphorbiaceae
	16. *Maesa*	*lanceolata*	Myrsinaceae
	17. *Conopharyngia*	*durissima*	Afocynaceae
	18. *Nauclea*	sp.	Rubiaceae
	19. *Dichaethanthera*	*corymba*	Melastomaceae

Im Untersuchungsgebiet ist *Albizzia gummifera* die häufigste Baumart. Sie scheint gleichmäßig dicht verbreitet zu sein (Abb. 2). Die statistische Prüfung der Dichteverteilung (Anzahl Baumeinheiten/Zone) über die Zonen I–XVII (Tab. 1) ergab $\chi 2 = 23{,}96$ ($F = 16$; $p > 0{,}05$); (der Sollwert wurde aus der durchschnittlichen Dichte errechnet, Siegel 1956), spricht für die Annahme einer gleichmäßigen Verteilung von *Albizzia gummifera* über das Gebiet.

3. Methoden

Für die quantitative Datenerhebung, soweit sie nicht die Tagesbewegungen betraf, wurden die Tiere in wöchentlichen Abständen über einen Zeitraum von 12 Stunden (von 12 Uhr bis 18 Uhr und am folgenden Tag von 6 Uhr bis 12 Uhr) durchgehend beobachtet. Diese Stichprobenerhebung habe ich jeder anderen Time-Sampling-Methode vorgezogen, weil bei langer, durchgehender Beobachtungszeit die Tiere weniger gestört werden, sich schneller an den Beobachter gewöhnen und sich die für jede Sitzung notwendige Zeit des Suchens und Einsehens bedeutsam verringert. Als Nachteil dieses Verfahrens ergab sich eine Verringerung der Stichproben (Beobachtungstage). Da die Vegetation des Untersuchungsgebietes annähernd homogen erschien, fiel eine mit der geringen Stichprobenzahl evtl. verbundene subjektive Auswahl der Beobachtungsorte wenig ins Gewicht.

Die Tiere wurden mit einem Fernglas (10 × 40) aus einer Entfernung von 30 bis 50 m (max. 200 m) beobachtet. Dazu wurden alle 5 Min. von den sichtbaren Tieren die entsprechenden Informationen wie Aktivität, Nachbar, Nahrung usw. auf einen Kassettenrecorder gesprochen. Es entstanden so pro Tier Fünf-Minuten-Einheiten. Bei der Erfassung der Nahrungsaufnahme wurden diese Einheiten für die beobachtete Gruppe über den ganzen Tag (12 Stunden) addiert. Für die Gruppe A mit 11 Tieren (Babys unberücksichtigt) ergaben sich 144 × 11 = 1584 Einheiten, für die Gruppe B 1440.

Der mit dieser Methode erfaßten quantitativen Nahrungsaufnahme liegt also eine Zeitmessung zugrunde. Sie ist keine Mengenmessung. Erst wenn feststeht, welche Zeit die Tiere benötigen, um eine bestimmte Menge einer Frucht zu fressen, können Mengenangaben gewonnen werden. Solche Angaben könnten Futterversuche unter quasi-natürlichen Bedingungen liefern.

Die Anzahl der Fünf-Minuten-Einheiten als Ausdruck der quantitativen Nahrungsauf-

nahme kann unterschiedlich zustandekommen. Dieselbe Anzahl mag von wenigen Tieren über einen längeren oder von vielen über einen kürzeren Zeitraum erbracht werden. Dadurch wird die Beurteilung der Ergebnisse erschwert (Tab. 3).

Tabelle 3

Zeit in Fünf-Minuten-Einheiten, mit der die Juvenilen durchschnittlich (⌀ JU) und die Tiere I—VII der Gruppe A an den verschiedenen Beobachtungstagen beim Fressen beobachtet wurden

Tier	I	II	III	IV	V	VI	VII	⌀ JU
Datum								
11. 8.	25	43	28	38	33	32	30	22.3
1. 9.	9	22	5	47	50	23	48	13.5
13. 9.	21	15	9	20	17	9	17	8.0
30. 9.	21	27	18	27	18	17	24	17.8
11. 10.	21	23	20	19	33	18	23	7.3
19. 10.	10	21	19	30	21	10	29	20.5
25. 10.	41	36	17	22	17	19	40	23.3
Summe	148	187	116	203	189	128	211	112.7

Fünf Minuten war die kürzeste Zeit, mit der ich die Aktivität aller Mitglieder erfassen konnte. Dadurch hatte ich die Gruppe ständig im Auge, wußte auch bald, wo sich jedes Tier, obwohl nicht immer sichtbar, befand. Zusätzlich suchte ich zwischen den 12stündigen Beobachtungssitzungen die Gruppe täglich mittags und abends auf, um Daten für die Gruppenbewegung zu erhalten. Dadurch kam zu der wöchentlichen systematischen Beobachtungszeit täglich etwa 1 bis 2 Stunden Beobachten hinzu.

Die grundsätzlichen Schwierigkeiten, die sich bei der quantitativen Analyse von Beobachtungen an arboricolen Primaten ergeben, wurden von Aldrich-Blake (1970) gerade an *C. mitis* ausführlich diskutiert. Das Hauptproblem besteht darin, daß nicht alle Tiere der Gruppe zur gleichen Zeit sichtbar sind. Die quantitativen Daten könnten dann z. B. zugunsten bestimmter Aktivitäten ausfallen, bei denen die Tiere besser zu sehen sind oder zugunsten bestimmter Gruppenmitglieder, die besonders aktiv sind u. a. Die Auswirkungen einiger dieser Faktoren ließen sich aufgrund meiner individuellen Kenntnis der Tiere bestimmen.

4. Ergebnisse

4.1. Qualitative Beschreibung des Freßverhaltens

Die Diademmeerkatze hat wie viele Primaten einen unspezialisierten Magen, der zum Aufschluß von Zellulose ungeeignet ist. Sie ist also in ihrer Pflanzenkost auf leicht aufschließbare Pflanzenteile angewiesen. Für das Verständnis ihrer Ernährungsbedingungen ist daher eine in Einzelheiten gehende Beschreibung darüber notwendig, welche Teile der Pflanze gefressen werden. Eine chemische Analyse dieser Teile (Hladik und Hladik 1969) würde ein Bild darüber abgeben, aus welchen Nahrungsquellen die Tiere die benötigten Kohlenhydrate, Proteine sowie andere Nahrungsbausteine nehmen. Solch eine Analyse konnte bisher nicht durchgeführt werden.

In Tabelle 4 sind die Pflanzenteile angegeben, die während der Beobachtungsperiode Mai bis November 1972 gefressen wurden. Nur solche Pflanzen, bei denen ich beobachtete, daß sie von den Tieren einer Gruppe gefressen wurden, zähle ich zu

Tabelle 4

Futterpflanzenliste

Art	gefressene Teile	
Bäume		
1. *Albizzia gummifera*	Frucht:	Bohnen der Schotenfrucht
	Blüte:	vereinzelt beobachtet, welche Teile nicht identifiziert
	Blatt:	junges noch nicht entfaltetes Blatt
2. *Sapium ellipticum*	Frucht	
3. *Milletia dura*	Frucht:	Bohnen der Schotenfrucht
	Blüte:	Blütenboden
	Blatt:	junges Blatt
4. *Symphonia globulifera*	Blüte:	Blütenboden
5. *Myrianthus holstii*	Frucht:	nach Aussagen Dritter, außerhalb des Untersuchungsgebietes beobachtet
6. *Parinari holstii*	Blüte:	welche Teile nicht identifiziert
7. *Hagenia abyssinica*	Blatt:	Blattspreite
Sträucher		
8. *Syzygium guineense*	Frucht	
9. *Bridelia brideliifolia*	Frucht	
10. *Maesa lanceolata*	Blüte:	welche Teile nicht identifiziert
	Frucht	
11. *Conopharyngia durissima*	Blüte:	Blütenboden
12. *Nauclea* sp.	Blatt:	Blattgrund, -spreite
13. *Dichaethanthera corymba*	Blüte:	Blütenboden
14. *Mitragyne rubrostipulata*	Blatt:	Blattstiel, -spreite
15. *Canthium hispidum*	Frucht	
16. *Alchornea hirtella*	Blüte:	welche Teile nicht identifiziert
	Blatt:	junges Blatt
17. *Chasalia subochreata*	Blüte:	gesamte Blüte
	Blatt:	gesamtes Blatt
18. *Kotschya africana*	Blüte:	welche Teile nicht identifiziert
19. *Xymalos monospora*	Blatt:	gesamtes Blatt
20. *Cyathea* sp.	Blatt:	junges, noch eingerolltes Blatt
Ranken		
21. *Ficus* sp.	Frucht	
22. *Acacia monticola*	Frucht	
	Blatt:	junges Blatt
23. *Cissus* sp.	Frucht	
24. *Basella alba*	Blatt:	Blattstiel
25. *Mikaniopsis* sp.	Blatt:	Blattstiel
26. *Embelia pellweida*	Blüte:	gesamte Blüte
	Blatt:	gesamtes Blatt
27. *Urera hypselodendon*	Blüte:	gesamte Blüte
	Frucht	
28. *Sarcostachys scandens*	Blatt:	junges Blatt
29. *Mikania caudata*	Blatt:	gesamtes Blatt
30. *Begonia meyeri-johannis*	Blüte:	welche Teile nicht identifiziert

Tabelle 4 (Fortsetzung)

Art	gefressene Teile	
31. *Leptoderis congolensis*	Blüte: Blatt:	gesamte Blüte junges Blatt
32. *Loranthus woodfordioides*	Blüte:	Blütenboden
Kräuter		
33. *Pteridium africanum*	Blatt:	Blatt mit Blattspreite, Blattstiel nicht
34. *Pennisetum purpureum*	Blatt:	junges Blatt
Außerhalb des Untersuchungsgebietes		
35. *Strombosia schefferi*	Frucht	
36. *Arundinaria alpina*	Frucht Blüte Schößlinge:	anhand von Freßspuren identifiziert

den Futterpflanzen. Andere, die durch Berichte Dritter oder anhand von Freßspuren identifiziert werden konnten, sind in der Tabelle besonders gekennzeichnet.

4.1.1. Allgemeine Beobachtungen

4.1.1.1. Blüten, Blätter, Früchte

Die von mir beobachteten Tiere wählten von den Früchten, Blättern und Blüten, die sie fraßen, besondere Teile aus: Von einem Blatt fraßen sie z. B. nur den Stengel bzw. Blattgrund oder sie nahmen nur das Jugendstadium an. Von einer Blüte wählten sie den Blütenboden.

Bei einigen Pflanzen diente nicht nur ein Pflanzenteil als Nahrung: Von *Albizzia gummifera* wurden die Früchte und jungen Blätter, bei *Milletia dura* die Früchte, jungen Blätter und Blüten gefressen. Demnach ist die Diademmeerkatze in ihrer Nahrungssuche nicht von einer bestimmten Reproduktionsphase abhängig.

Durch ihr Freßverhalten trägt die Diademmeerkatze einerseits direkt zur Samenverbreitung bei (Synzoochorie), wie weiter unten bei *Albizzia gummifera* ausführlich beschrieben wird, andererseits wird die Pflanzenverbreitung durch den Transport des Samens im Kot der Tiere bewirkt (Endozoochorie), vor allem dann, wenn damit — durch das Passieren des Darmtraktes — der Samen zur Keimung sensibilisiert wird[2].

4.1.1.2. Arthropodennahrung

Ein Teil der Nahrung bestand in Kleintieren und allen Arten von Arthropoden, vor allem Insekten — im folgenden Arthropodennahrung genannt. Das typische Verhalten beim Arthropodenfang konnte ich an drei männlichen Diademmeerkatzen (2 bis 3 Jahre alt) beobachten, die auf dem Institutsgelände von mir in Käfigen gehalten wurden: Sie untersuchten jeden Spalt nach Arthropoden, wobei sie die Tiere mit den Fingern herauszogen. Alte Blätter wurden auseinandergebogen, die Borke von Baumstämmen abgehoben und die Arthropoden mit dem Maul aufgelesen. Fliegen fingen

[2] Futterversuche an Käfigtieren und anschließende Kotuntersuchungen mit Aussaatexperimenten blieben wegen des Abbruchs der Untersuchungen in den Anfängen stecken.

sie mit der Hand aus der Luft. Sie fraßen mit Vorliebe Spinnen, aber auch Heuschrecken und Gottesanbeterinnen *(Mantis)*. In einem Fall haben diese Diademmeerkatzen einer Hauskatze ihre Jungvogelbeute entrissen und gefressen. Arthropodenfang beobachtete ich auch im Freiland bei den Tieren der Gruppe A und B: Das Untersuchen von alten Blättern, das Absuchen alter Baumstämme und das Umwenden von Borke. In 5 Fällen stellte ich eindeutig fest, daß Arthropoden gefressen wurden.

Das Suchen nach Arthropoden war gut zu unterscheiden von dem von mir als Suchen bezeichneten Verhalten, das durch das Aufsuchen verschiedener Freßorte in ein und demselben Baum gekennzeichnet ist.

4.1.1.3. Rindenfressen

In der Literatur wird immer wieder darauf hingewiesen, daß Meerkatzen Borke und Rinde fressen und u. U. dadurch in Kulturwäldern großen Schaden verursachen (Omar et al. 1970). Ich konnte dieses Freßverhalten bei der Diademmeerkatze nicht feststellen. Nur in 2 bis 3 Fällen beobachtete ich, wie sie auf einem Stück *Albizzia gummifera*-Borke kauten, es aber nicht fraßen. Ebenso beobachtete ich, wie sie Flechte *(Usnea)* kauten und wieder ausspuckten. Dieses Verhalten ist jedoch nicht eindeutig zu unterscheiden vom Arthropodenfang, wie es Bourlière et al. (1970) bei *Cercopithecus campbelli lowei* beschrieben haben.

4.1.1.4. Trinken

C. mitis traf ich nie beim Trinken an offenen Wasserstellen am Boden an. Wahrscheinlich lecken die Tiere Wasser von den Blättern oder trinken es aus Baumlöchern (Bourlière et al. 1970). Als Trinkverhalten bezeichnete ich z. B., wenn Tiere nach oder während eines Regenschauers abfließendes Wasser von Baumstämmen ableckten.

4.1.1.5. Bambus *(Arundinaria alpina)*

Außerhalb des Untersuchungsgebietes in Regionen, in denen Bambus häufig vertreten war, fraß *C. mitis* dessen Samen, junge Blätter und Schößlinge (bis zu welchem Alter der Bambusschößlinge, ist mir unbekannt). Bei letzteren wird die Spitze der jungen Pflanzen aufgespleißt und der Inhalt gefressen, wie ich es anhand von Überresten rekonstruieren konnte.

4.1.2. Die wichtigsten Nahrungspflanzen bei Gruppe A

Im folgenden soll das Nahrungsverhalten der Gruppe A bezüglich der wichtigsten Nahrungspflanzen beschrieben werden.

4.1.2.1. *Albizzia gummifera*

Von dieser Pflanze, einem 15 bis 25 m hohen Baum, mit gefiederten Blättern, weißgelblichen in Büscheln stehenden Blüten und 10 cm langen Schotenfrüchten, werden die Schoten gefressen. Die Tiere sitzen dabei auf einem Ast, reißen die abgepflückte Schote von der Spitze her auf und fressen die Bohnen mit dem Maul heraus. Meistens wird nur ein Teil der Bohnen gefressen. Die Schote wird dann fallengelassen und segelt mit ihrem Inhalt bei geöffneten Schotenblättern wie ein Fallschirm zu Boden, wobei sie sich propellerartig um die eigene Achse dreht. Die Flugfähigkeit der künstlich geöffneten Schoten scheint so gegenüber den normalerweise geschlossen bleibenden verbessert zu sein. Ohne Zweifel trägt so *C. mitis* durch diese Art des Fressens stark zur Verbreitung von *Albizzia gummifera bei.*

Außer den Früchten werden die noch nicht entfalteten fleischigen Spitzen der frisch austreibenden Blätter (im Folgenden Triebe genannt) gefressen, ebenso in einigen Fällen die Blüten: Allerdings ist mir nicht bekannt, welcher Teil der Blüten.

4.1.2.2. *Milletia dura*

Milletia dura ist ein 10 bis 15 m hoher Baum, der gefiederte Blätter, 10 cm lange Schotenfrüchte und blaue bis rote 2 cm lange Schmetterlingsblüten besitzt. Seine Schoten werden in derselben Art wie bei *Albizzia* gefressen. Die braunen noch gefalteten Spitzen der frisch ausgetriebenen Blätter dienen ebenfalls als Nahrung. Die Blüten werden in viel größerem Maße als bei *Albizzia gummifera* angenommen. Die Tiere pflücken die Blüten und stecken sie mit dem Blütenboden zuerst in das Maul, als ob sie daran saugen wollten. Die Blütenblätter spucken sie aus.

4.1.2.3. *Bridelia brideliifolia*

Von diesem strauchförmigen ca. 5 m hohen Baum mit kräftigen elliptischen Blättern frißt die Diademmeerkatze die Früchte. Es sind grüne, fleischige, 1 cm lange elliptische Beeren, die mehrere kleine Samen von 2 mm Durchmesser enthalten. Sie sitzen ährenförmig an endständigen Ästchen. Diese Ästchen ziehen die Tiere zu sich heran und pflücken dann die Beeren mit dem Maul ab. Im überreifen Zustand sind sie braun und faulig und werden dann nicht mehr von *C. mitis* angenommen. Auch die Triebe und die Blütenknospen werden häufig gefressen.

4.1.2.4 *Sapium ellipticum*

Von *Sapium ellipticum,* einem bis zu 10 m hohen Baum mit harten elliptischen vorn abgerundeten Blättern, werden die Früchte gefressen. Die harten grünen Beeren (8 mm ∅), die zwei Samen enthalten, werden nur angenommen, wenn sie nicht ausgetrocknet erscheinen.

4.1.2.5. *Symphonia globulifera*

Von dem 20 bis 30 m hohen Baum wird von der Blüte (1,5 cm ∅) der Blütenboden gefressen. Die roten Blütenblätter fallen dabei zu Boden.

4.1.2.6. *Conopharyngia durissima*

Es ist ein bis zu 5 m hoher strauchförmiger Baum, von dem die weißen, 2 cm langen trichterförmigen Blüten angenommen werden; auch hier wird der Blütenboden gefressen. Die Blüten werden mit der Hand abgepflückt und der grüne ca. 5 mm hohe Blütenboden abgebissen.

4.1.2.7. *Blätternahrung*

Bei *Basella alba,* einer Ranke mit zarten dünnen Blättern, wird das Blatt mit der Hand gepflückt und nur der Blattstiel und -grund gefressen, der Rest fällt zu Boden. Auch von *Mikaniopsis* sp., einer anderen Ranke, wird vom Blatt nur der Stiel und Grund gefressen. Ich konnte beobachten, daß von *Embelia pellucida,* einer holzigen Ranke mit büschelförmig angeordneten weißen 1 mm großen Blüten und kleinen 2 cm langen fleischigen elliptischen Blättern die Blätter und Blüten vollständig gefressen wurden. Von dem Strauch *Nauclea* sp. dagegen scheinen die Tiere von den 30 cm langen und 10 cm breiten Blättern nur den Blattgrund und die Spreite zu fressen (Einzelbeobachtung). Ähnliches gilt für *Hagenia abyssinica:* Von den 20 cm langen gefiederten Blättern werden die Spreite und der fleischige Stiel gefressen. Um an *Pteridium africanum* zu gelangen, gingen die Tiere auf den Boden oder hangelten von einem niedrigen Ast herunter, rissen ein Farnblatt ab und nahmen es mit auf einen hochgelegenen Ast. Sie fressen das Blatt von der Spitze her. Das holzige Ende lassen sie meistens aus. Von *Cyathea manniana* (Baumfarn) fressen sie die Spitze der sich entrollenden jungen Blätter, von *Chasalia,* einer kräuterartigen Pflanze, fressen sie nur die Blattstiele.

4.1.3. Gruppenspezifische Nahrungsbevorzugung bei Gruppe B

4.1.3.1. *Kotschya africanum*

Nur bei Gruppe B konnte ich beobachten, wie sie die gelben Blüten einer buschartigen, mannshohen Pflanze, *Kotschya africanum,* fraßen. Diese wuchs in Konkurrenz zu *Pteridium africanum* auf den an das Untersuchungsgebiet angrenzenden gerodeten Hängen. Die Gruppe B drang weit (500 m) in dieses Gebiet ein, wobei sie sich zum Teil auf dem Boden, zum Teil von Busch zu Busch springend fortbewegte. Eine Woche lang hielt sie sich tagsüber dort auf und kehrte abends zum baumbestandenen Gebiet zurück. Die Gruppe A konnte ich nie beim Fressen von *Kotschya*-Blüten beobachten, obwohl auch sie die an ihr Aufenthaltsgebiet angrenzende Rodungsfläche mit *Kotschya*bestand gut erreichen konnte. Hier handelte es sich offensichtlich um eine gruppenspezifische Nahrungsbevorzugung der Gruppe B.

4.1.3.2. *Pennisetum purpureum*

Interessant ist auch, daß nur Gruppe B *Pennisetum purpureum* fraß, und zwar in derselben Art und Weise, wie ich es bei Käfigtieren beobachten konnte. Diese auf feuchtem Grund und verlassenen Kulturflächen wachsende Pflanze wurde regelmäßig an die gekäfigten Primaten (Meerkatzen, Schimpansen, Gorillas) des Instituts verfüttert. Die von mir gehaltenen Diademmeerkatzen saßen dabei auf ihren Sitzstangen, knickten mit beiden Händen den Schaft der Gramineae auf $^{2}/_{3}$ Höhe ab und rissen ihn auseinander, um an das zwischen den älteren Blattscheiden gelegene junge Blatt zu gelangen, das dann gefressen wurde. In der gleichen Weise verfuhren die Tiere der Gruppe B, als sie am Rande ihres Gebietes auf *Pennisetum purpureum* stießen.

4.2. Quantitative Analyse

4.2.1. Beschreibung der Nahrungsbevorzugung

Die Ergebnisse der quantitativen Auswertung für zwölf Beobachtungstage sind in der Tabelle 5 aufgeführt: Da die Tiere in den verschiedenen Vegetationsformen (Busch, Baum) unterschiedlich gut zu sehen waren, bedurften die Rohdaten einer Korrektur. Für die meisten Pflanzenarten nahm ich an, daß die Gruppe, wenn sie von ihnen fraß, zu 50 % sichtbar war — ein aufgerundeter Wert, den ich aus der beobachteten Gesamtaktivität (allgemeine Sichtbarkeit, Tab. 5 c) schätzte. Nur für die Bäume von *Albizzia gummifera, Milletia dura* und *Symphonia globulifera,* in denen ich die Tiere besonders gut entdecken konnte, nahm ich eine Sichtbarkeit von 90 % an. Aus diesen Angaben wurden die korrigierten Werte berechnet, die für die Interpretation der Ergebnisse herangezogen wurden.

Es ist zu erkennen (Abb. 4), daß die Gruppen sich auf wenige Pflanzen konzentrieren. Ein großer Teil (35 %) der Gesamtnahrungsaktivität ist auf *Albizzia gummifera* beschränkt, es folgt *Bridelia brideliifolia* mit 13 %, *Milletia dura* mit 12 % und *Symphonia globulifera* mit 6 %. Hinzu kommt die Insektennahrung mit einem relativ hohen Prozentsatz von 11 %. Alle anderen Nahrungsquellen bzw. -pflanzen tragen nur 23 % zur Gesamtnahrungsaktivität bei. Die zeitliche Auflösung (Abb. 5) zeigt nun, daß diese Nahrungsquellen saisonal verschieden bevorzugt werden, wobei sie sich untereinander in ihrer Bedeutung als Nahrung für die Gruppe abwechseln. Nur wenige andere Pflanzen erreichen an einzelnen Beobachtungstagen diese Bedeutung: Am 12. 7. *Sapium ellipticum* mit 13 %, am 13. 9. *Urera hypselodendon* mit 11 % bzw. 10 % und am 19. 10. *Conopharyngia durissima* mit 15 %.

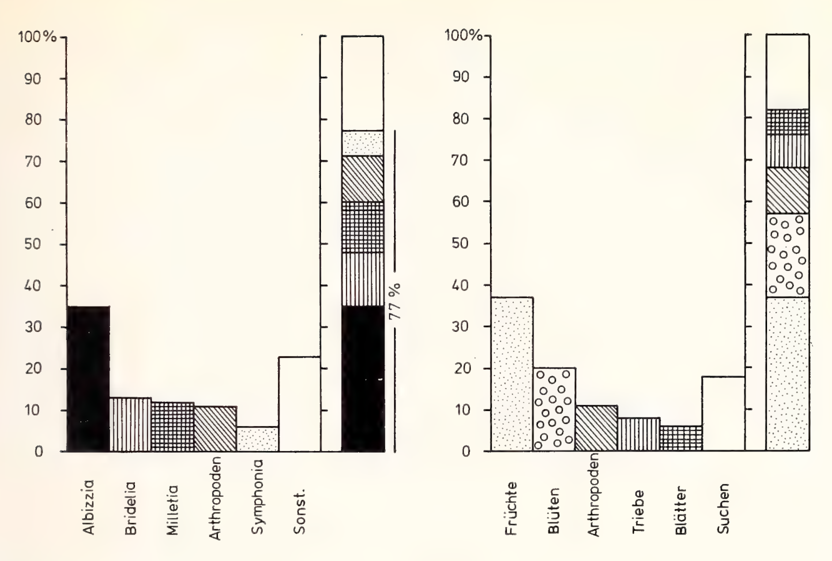


Abb. 4. Anteil der Freßaktivität für die verschiedenen Nahrungsquellen, zusammengefaßt aus 12 Beobachtungstagen von Juli bis November

Bei *Albizzia gummifera* ist eine stetige Zunahme der Bevorzugung von Juli bis August zu beobachten, die parallel mit der Reifung der Früchte verläuft (Abb. 5). Kurzzeitig scheint sie sogar die einzige Nahrungspflanze zu sein. Später nimmt ihr Anteil an der Gesamtnahrung stark ab, bleibt aber für die *C. mitis*-Gruppe als Nahrungsquelle insgesamt wichtig, da jetzt auch die sich entwickelnden jungen Blätter gefressen werden.

Im Juli wird neben *Albizzia gummifera Milletia dura* als Nahrungspflanze bevorzugt, von der zu diesem Zeitpunkt hauptsächlich die Blüten gefressen werden. Später folgt *Bridelia brideliifolia,* dann *Symphonia globulifera.*

Die Arthropodennahrung ist nicht diesen großen saisonalen Schwankungen unter-

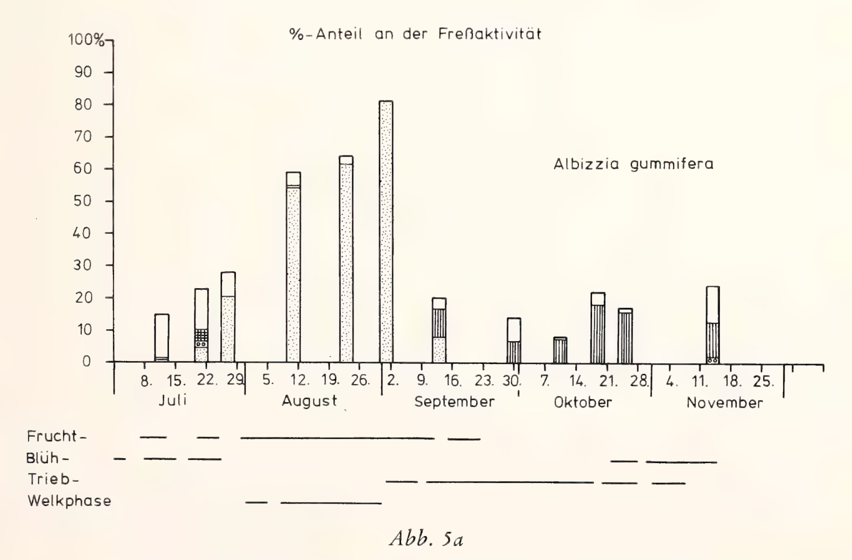


Abb. 5a

Abb. 5 a—f. Anteil der Freßaktivität an den verschiedenen Beobachtungstagen für die jeweilige Nahrungsquelle. (Symbole wie in Abb. 4, rechtes Diagramm)

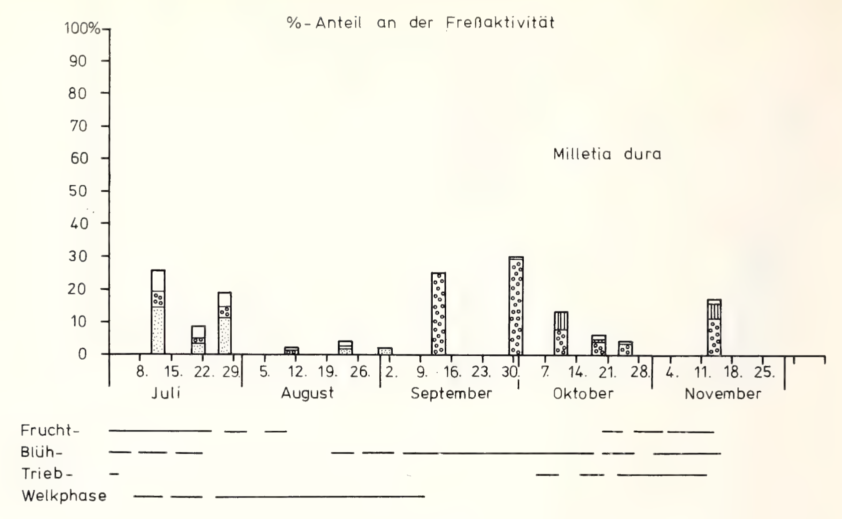


Abb. 5b

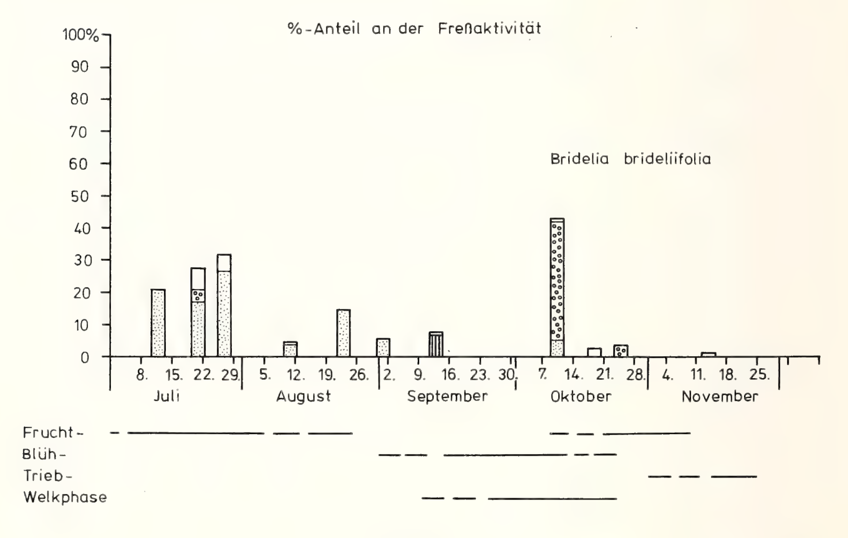


Abb. 5c

worfen wie die Pflanzenkost (s. Tab. 5). Allgemein zeigt sich in diesem Punkt eine methodische Schwäche in der Erhebung der Daten:

1. Wurden die an einzelnen Tagen erfaßten Quantitäten auf den gesamten Beobachtungszeitraum bezogen. *Symphonia globulifera* wurde an einem Tag in 47 % der Fälle gefressen, an allen anderen Tagen gar nicht oder selten. In die Gesamtübersicht geht *Symphonia globulifera* aber mit 6 % ein.
2. Waren die Abstände zwischen den einzelnen Erhebungen so groß, daß die in der Zwischenzeit vielleicht für eine kurze Phase (z. B. einen Tag) bevorzugten Pflanzen nicht quantitativ erfaßt werden konnten. Dadurch bleibt die vorliegende Analyse unvollständig, abgesehen davon, daß nicht der gesamte Jahreszyklus beobachtet werden konnte. Für die untersuchte Periode scheint sie mir aber auszureichen, um den Trend in der Bevorzugung der Hauptnahrungsquellen zu zeigen.

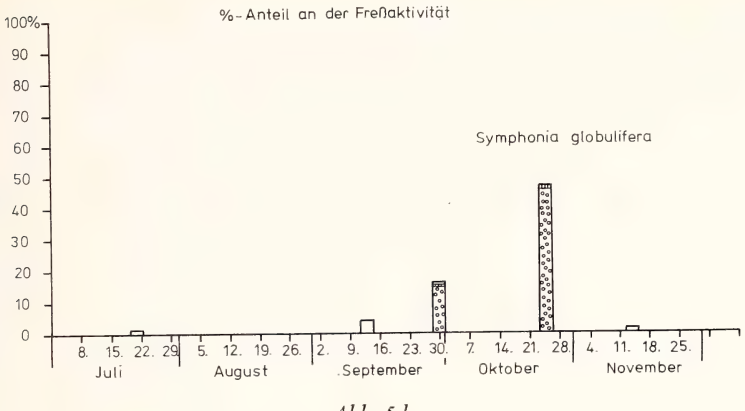


Abb. 5d

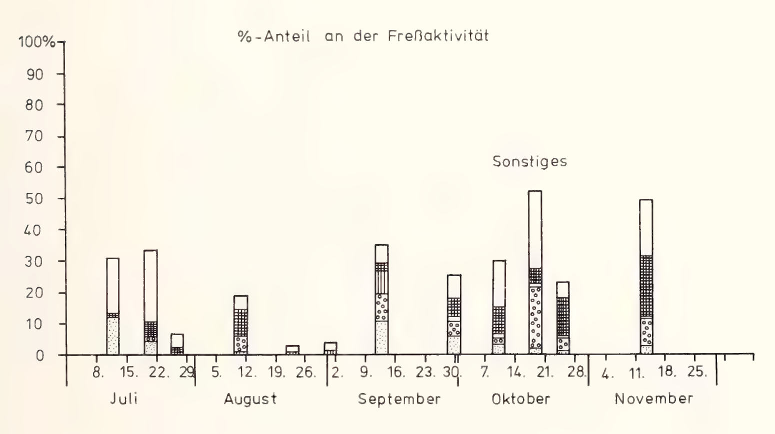


Abb. 5e

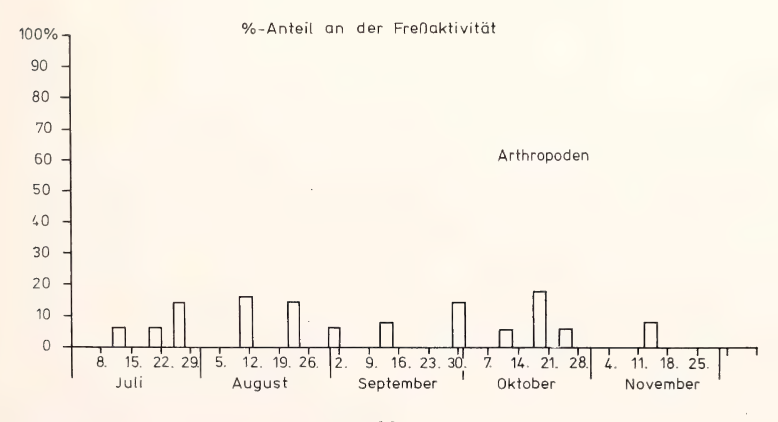


Abb. 5f

Tabelle 5

Ergebnisse der quantitativen Erhebung

Datum	*Alb.*	*Mill.*	*Sym.*	*Bri.*	Sonst.	Arthr.
			5 a			
12. 7. Gruppe B	39	69	3	54	78	16
21. 7. Gruppe A	58	20	—	72	86	16
26. 7. B	105	72	1	120	24	52
11. 8. A	288	9	—	24	92	78
23. 8. B	293	17	—	66	14	66
1. 9. A	281	7	—	22	12	24
13. 9. A	44	55	9	18	76	16
30. 9. A	41	87	47	—	76	42
11. 10. A	22	39	1	124	88	16
19. 10. A	78	20	—	6	184	62
25. 10. A	60	15	168	10	82	24
14. 11. A	69	48	2	4	138	24
Summe	1378	458	231	520	950	436
%	35	12	6	13	23	11

Pflanzenteil	*Alb.*	*Mill.*	*Sym.*	*Bri.*	Sonst.
			5 b		
Blatt	12				216
Frucht	939	100	—	322	128
Blüte	11	259	206	130	190
Triebe	214	34	7	14	34
Suchen	202	65	18	54	382

(Die Zahlen im Tabellenkörper sind die korrigierten Fünf-Minuten-Einheiten, aus denen die Prozentzahlen, bezogen auf die gesamte Freßaktivität, berechnet wurden [s. Abb.]): Arthr.: = beim Arthropodenfang beobachtet; sichtb. = insgesamt beobachtete Aktivität; mögl. = die zu erwartenden Fünf-Minuten-Einheiten bei unbehinderter Beobachtbarkeit der Tiere einer Gruppe)

4.2.2. Blatt-, Frucht- und Blütennahrung

An manchen Tagen ernährt sich die Gruppe von extrem wenig Pflanzenarten. Offensichtlich enthält die jeweilige bevorzugte Nahrung genügend Komponenten zur Deckung des Nahrungshaushaltes. Entsprechend dieser Bevorzugung werden auch einmal

Tabelle 5 (Fortsetzung)

Datum		Blatt	Frucht	Blüte	Trieb.	Such.	Arthr.	Summe	sichtb.	mögl.
				5 c (total)						
12. 7.		6	123	11		100	16	256	477	1440
	Gruppe B									
21. 7.		27	83	21		108	16	255	517	1584
	A									
26. 7.		6	221	12		82	52	373	625	1440
	B									
11. 8.		41	292	35		46	78	492	883	1584
	A									
23. 8.		4	356	4		28	66	456	724	1440
	B									
1. 9.		—	307	7		8	24	346	530	1584
	A									
13. 9.		6	42	72	48	34	16	218	584	1584
	A									
30. 9.		18	18	139	31	45	42	293	638	1584
	A									
11. 10.		24	26	136	41	47	16	290	571	1584
	A									
19. 10.		16	9	81	73	109	62	350	767	1584
	A									
25. 10		44	4	199	63	25	24	359	763	1484
	A									
14. 11.		36	8	82	47	88	24	359	414	770
Summe		228	1489	797	303	720	436	3973	7542	17762
%		6	37	20	8	18	11	100		

sehr viele Früchte, ein anderes Mal sehr viele Blüten gefressen. Dabei ist zu berücksichtigen, daß der Anteil an Blüten generell hoch ist. Möglicherweise sind sie besonders geeignet, den Bedarf an Vitaminen zu decken. Blätter werden nur sehr wenig gefressen, was verständlich ist, da der Magen der Tiere zum Aufschließen dieser Nahrung ungeeignet ist. Die Insektennahrung mit ihrem hohen weitgehend gleichbleibenden Anteil an der Gesamtnahrung kommt als wichtiger Proteinlieferant in Betracht.

4.2.3. Arthropodennahrung

Ein schwer zu interpretierendes Ergebnis ist die Beobachtung, daß Arthropodennahrung geschlechtsspezifisch unterschiedlich häufig aufgenommen wurde. Während der gesamten Beobachtungsperiode wurden die Männchen der Gruppe A etwa zweimal häufiger (bezogen auf das einzelne Tier) bei der Aufnahme von Arthropoden beobachtet als Weibchen. Hingegen zeigte sich ein solcher Unterschied bezogen auf die Gesamtnahrung nicht (Tab. 6). Die Differenz der Arthropodenaufnahme beider Geschlechter ist statistisch signifikant: Mann-Whitney-U-Test, Siegel 1956; $\alpha = 0{,}05$; $p = 0{,}04$ (Arthropodennahrung); $p = 0{,}22$ (Gesamtnahrung). Eine Erklärung für diese geschlechtsspezifische Differenz mag darin liegen, daß die Männchen aus physiologischen Gründen mehr Insekten fressen müssen.

Tabelle 6

Fünf-Minuten-Einheiten (5 ME), mit der ein adultes Tier einer Geschlechtergruppe bei der Nahrungsaufnahme beobachtet wurde

(Juvenile wurden nicht berücksichtigt)

	Datum								
	21. 7.	11. 8.	1. 9.	13. 9.	30. 9.	11. 10.	19. 10.	25. 10.	Summe
				Arthropodennahrung					
pro ♂	1.33	7.33	1.00	1.67	3.67	1.33	4.00	1.67	22.00 (5 ME)
pro ♀	0.25	2.25	0.50	0.75	1.75	0.25	2.25	0.75	8.75 (5 ME)
Mann-Whitney-U-Test: U—15; einseitige Fragestellung p — 0.041									
				Gesamtnahrung					
pro ♂	11.33	36.67	12.67	14.33	22.00	17.00	15.67	30.00	159.67 (5 ME)
pro ♀	8.50	37.75	42.50	15.25	20.00	19.75	21.00	22.25	187.00 (5 ME)
Mann-Whitney-U-Test: U — 24; einseitige Fragestellung p — 0.221									

5. Diskussion

Über die Nahrungsaufnahme bei *Cercopithecus mitis* liegen bisher nur Veröffentlichungen von Aldrich-Blake (1970) und Omar und de Vos (1970) vor. Aldrich-Blake versucht wie die vorliegende Arbeit, in Freiland-Beobachtungen die Nahrungsaufnahme zu erfassen. Dabei verwendet er zur quantitativen Beschreibung 3 Kategorien: A = > 50 % der beobachteten Nahrungsaufnahme einer Gruppe während einer Beobachtungsperiode, B = häufig gefressene Pflanzen, C = nur gelegentlich gefressene Pflanzen. Entsprechend seiner Untersuchung erscheinen die beobachteten Diademmeerkatzen im Budongo-Forest als wenig spezialisierte Fruchtfresser. 13 aus 45 Futterpflanzen wurden unter die Rubrik A eingeordnet, in einer anderen Tabelle erklärt der Autor sogar davon 20 als Hauptfutterpflanzen. Arthropodenfressen wurde nur gelegentlich beobachtet.

Dieses Ergebnis steht im Gegensatz zu den Daten meiner Untersuchung, bei der aus 36 Futterpflanzen nur 4 von Bedeutung waren, höchstens nur 7 unter die Kategorie: > 10 % der Gesamtnahrung fallen. Hiernach ist die Diademmeerkatze in dem von mir untersuchten Gebiet auf extrem wenige Futterpflanzen spezialisiert. Der Unterschied mag seine Ursache in den verschiedenen Biotopen haben. Im Budongo-Forest findet *C. mitis,* wie es Aldrich-Blake beschreibt, eine verwirrende Vielfalt von Pflanzenarten vor, während sie in dem von mir beschriebenen Gebiet auf eine Vegetation trifft, in der nur wenige Pflanzenarten das Florabild prägen[3]. Die Gruppe ver-

[3] Der Margalefindex betrug für das Untersuchungsgebiet 3.05 ± 31. Dieser Index kann den Artenreichtum einer Vegetation beschreiben. Gartlan und Struhsaker (1972), die ihn zum erstenmal in die Literatur über Freilandbeobachtungen an Primaten einführten, fanden für eine junge Sekundär-Vegetation im tropischen Regenwald von Kamerun den Index 3.03 ± ?.

Nach Margalef (1949) läßt sich die Artenverteilung einer Vegetation in guter Annäherung u. a. durch eine logarithmische Reihe beschreiben: αx; $\alpha\frac{x^2}{2}$; $\alpha\frac{\bar{x}^3}{3}$; . . . ; $\alpha\frac{x^n}{n}$ wobei α und x Parameter sind, jeder einzelne Ausdruck der Reihe die Anzahl von Arten (oder

mag die fehlende Vielfalt im Nahrungsangebot dadurch auszugleichen, daß sie die verschiedensten Pflanzenteile ein und derselben Art als Nahrung verwertet. Sie ist dadurch von der Fruchtphase mit ihren je nach zeitlichen und örtlichen Gegebenheiten schwankenden Erträgen kaum abhängig; anders als es CROOK und GARTLAN (1966) von den von ihnen bezeichneten Fruchtfressern unter den arboricolen Primaten annehmen. Die fehlende Vielfalt im Nahrungsangebot bietet sich als Erklärung für die Größe des Aufenthaltsgebietes an, das mit 25 ha drei- bzw. zweimal größer ist als das Areal der von ALDRICH-BLAKE bzw. OMAR untersuchten Gruppen. Für die beobachteten Diademmeerkatzen ist die Bezeichnung Fruchtfresser eine grobe Vereinfachung. Sie dürfte nur dann zutreffend sein, wenn der Begriff Früchtefresser wie bei HLADIK und HLADIK (1969) weitgefaßt ist und das Fressen von jungen Blättern und von Blüten einschließt. Für einen Früchtefresser dieser Art ist die Proteinversorgung ein dringliches Nahrungsproblem. HLADIK und HLADIK konnten in ihren Untersuchungen an Neuweltaffen (1969, 1971) durch nahrungschemische Analysen nachweisen, daß die Früchtefresser bei den untersuchten Tieren durchaus ihren Proteinbedarf aus ihrer Nahrung decken können. Vor allem die jungen Triebe von Blättern und Zweigen spielen dabei eine wesentliche Rolle. Nahrungschemische Analysen fehlen in der vorliegenden Untersuchung. Es kann jedoch davon ausgegangen werden, daß die beobachteten Diademmeerkatzen ihren Proteinbedarf in ähnlicher Weise wie die von HLADIK und HLADIK untersuchten Früchtefresser decken. Der Anteil von jungen Trieben an ihrer Gesamtnahrung beträgt 8 %. Zusätzlich kommt der Arthropodennahrung bei der beobachteten Gruppe als Proteinlieferant entscheidende Bedeutung zu: 11 % ihrer Nahrungsaktivität verbrachte die Gruppe beim Arthropodenfang. Mit diesem großen Anteil an Arthropodennahrung entspricht die Diademmeerkatze dem von HLADIK (1973) entworfenen Bild des Früchtefressers, der zwischen den überwiegend insektenfressenden und überwiegend blattfressenden Primaten steht.

HLADIK ordnet sowohl *Cercopithecus* als auch *Macaca* dieser Art Früchtefresser zu. Für *Macaca sinica* nimmt er an, daß der Arthropodenfang als Determinante für die Größe des Territoriums herangezogen werden kann. Inwieweit meine Untersuchung an *C. mitis* diese These stützt, wird an anderer Stelle erörtert.

Ein Vergleich dieser Untersuchung mit den bisherigen über das Nahrungsverhalten der Diademmeerkatze (ALDRICH-BLAKE; OMAR und DE VOS) macht deutlich, daß sie sich an vielfältige ökologische Bedingungen adaptiert. Sie ist in der Lage, sich in artenarmen Biotopen neue Nahrungsquellen zu erschließen: Ein Beispiel für die Ausweitung des Nahrungsrepertoires war das spezifische Nahrungsverhalten der Gruppe B, die in den angrenzenden Kulturflächen im Vergleich zur Gruppe A weitere Nahrungsquellen *(Kotschya africana, Pennisetum purpureum)* erschloß. Insofern würde es nicht erstaunen, wenn die Diademmeerkatze an anderen Orten des Kahuzi-Biega-

Gruppen) wiedergibt, die 1, 2, ..., n mal in einer Grundgesamtheit oder einer Stichprobe auftreten. Der Parameter α dient als Maß für die Mannigfaltigkeit (index of diversity) der untersuchten Vegetation. Der Index kann aus $S = \alpha \log_e (1 + N/\alpha)$ im Annäherungsverfahren berechnet werden. MARGALEF publizierte dafür Kurvendiagramme (1949). In der Formel ist S die Gesamtzahl der Arten und N die Gesamtindividuenzahl. Der Index ist abhängig von dem Artenreichtum und dem Assoziationsgrad (Klumpung), sowie bei Vorhandensein von Klumpung von der Stichprobengröße. Große Unterschiede in den Indices zweier Vegetationen weisen entweder auf Klumpung (zu kleine Werte) oder verschiedenen Artenreichtum hin (ein hoher Wert zeigt bei Klumpungsfreiheit große Artenzahl an). Soll also von einem niedrigen bzw. hohen Index auf niedrigen bzw. hohen Artenreichtum geschlossen werden, so ist Klumpungsfreiheit der Vegetation, d. h. Homogenität in der Dichteverteilung der einzelnen Arten Voraussetzung.

In meinem Untersuchungsgebiet kann von einer annähernd homogen verteilten Vegetation ausgegangen werden. Bei GARTLAN und STRUHSAKER fehlen leider darüber für die von ihnen beschriebenen Vegetationstypen die Angaben.

Parkes, wie meine Beobachtungen vermuten lassen, für einige Zeit in dem extrem artenarmen Bambuswald leben könnte.

Der Einfluß der Diademmeerkatze auf die Vegetation ist vielfältig. Da 37% der Nahrung aus Früchten besteht, trägt sie durch Synzoochorie *(Albizzia gummifera)* und Endozoochorie *(Sapium ellipticum, Bridelia brideliifolia)* zur Verbreitung der Pflanzen bei und erweist sich für die Regeneration und Erhaltung einer bestimmten Vegetation für bedeutsam. Diese Rolle der Primaten wurde erstmals eingehend von HLADIK und HLADIK (1967) untersucht und als bedeutsam herausgestellt. Dasselbe gilt für neuere Untersuchungen an Brüllaffen in Costa Rica von GLANDER (1973) und für die vorliegende Arbeit. Genauere Versuche über Endozoochorie bei *C. mitis*, z. B. Aussaatversuche, stehen jedoch noch aus.

Der Einfluß der Diademmeerkatze auf die Vegeation sollte auch im Hinblick auf ihre Arthropodennahrung gesehen werden, insofern sie als Schädlingsvertilger in Frage kommt. Detaillierte Untersuchungen hierüber fehlen noch.

Neben diesen verschiedenen positiven Einflüssen der Diademmeerkatze auf die Vegetation muß nach OMAR und DE VOS (1970) auch auf negative Effekte des Freßverhalten dieser Primaten hingewiesen werden. Durch *C. mitis kolbi* wurden durch Borkenfraß bei kommerziell wichtigen Weichhölzern erhebliche Schäden angerichtet. Durch mechanische Einwirkung (Blütenfraß) wird ebenfalls Vegetation vernichtet, über das Ausmaß ist jedoch nichts bekannt.

Danksagung

Mein Dank gilt in erster Linie Herrn Dr. PETER KUNKEL, dem damaligen Direktor des Instituts pour la Recherche Scientifique en Afrique Central (I. R. S. A. C.) und Leiter des Projektes: „Ökologie tropischer montaner Regenwälder“ für seine Unterstützung. Besonderer Dank gilt dem I. R. S. A. C. für die Bereitstellung von Unterkunft, Labor und Hilfskräften. Für die Forschungserlaubnis auf dem Parkgelände danke ich der Verwaltung des Kahuzi-Biega-Nationalparks und vor allem dem Konservator, Herrn A. DESCHRYVER für seine fachliche Beratung. Meinen Kollegen ALLAN GOODALL und MICHAEL CASIMIR bin ich für die hilfreichen wissenschaftlichen Diskussionen zu Dank verpflichtet. Nicht zuletzt danke ich der Stiftung Volkswagenwerk für die finanzielle Unterstützung des Projektes, in dessen Rahmen diese Arbeit erst ausgeführt werden konnte.

Zusammenfassung

Von Juli bis November 1972 wurde das Nahrungsverhalten zweier Gruppen von *Cercopithecus mitis stuhlmanni* in einem isolierten Bergwaldstück des Kahuzi-Biega-Nationalparks untersucht. Aus 36 Futterpflanzen bevorzugten sie vier, auf die — einschließlich der Insektennahrung — 77% ihrer gesamten Freßaktivität fiel. Diese vier Hauptfutterpflanzen erhalten ihre Bedeutung auch dadurch, daß die Tiere neben den Früchten auch die Blüten und Blatttriebe fressen, wodurch sie in ihrer Ernährung nicht nur von einer einzigen Reproduktionsphase der Pflanzen abhängen. Beim Suchen nach Nahrung gehen sie selektiv vor: Von einem Blatt wird die Spreite oder der Stiel, von der Blüte der Blütenboden gefressen u. a. Der Anteil der Insektennahrung ist mit 11% beträchtlich. Sie wird als ein wesentlicher Proteinlieferant angesehen. Es wurden gruppen- und geschlechtsspezifische Nahrungsbevorzugungen gefunden. Der Einfluß der Gruppen auf die Vegetation, insbesondere ihre Bedeutung für die Samenverbreitung, wird diskutiert.

Summary

Food habits of the blue monkey in the Kahuzi-Biega-National-Park, Lake Kivu, Zaire

From July 1972 through November 1972, the feeding behavior of two groups of *Cercopithecus mitis stuhlmanni*, was studied in an isolated part of mountainous woods in the Kahuzi-Biega-National-Park. Four out of a total of 36 plants were prefered for feeding constituting 77% of the entire diet including of insects. These four plants are particularly important because not only the fruits but also flowers and leaf shoots are eaten. This means that the animals do not depend upon just one reproductive phase of the plants. The animals

feed selectively. When eating leaves they either eat blade or stalk, when eating flowers they eat the base etc. As the main protein supply insects represent a sizable of 11 % of the diet. Certain food preferences were found to be group specific and sex specific. The effect of foraging groups on the vegetation and especially their importance for the dispersion of seeds is discussed.

Résumé

Le comportement alimentoire du cercopithéque a diadème dans le Parc National du Kahuzi-Biega, Hauts Plateaux du Kivu, Zaire

L'article traite le comportement alimentaire du *Cercopithecus mitis stuhlmanni* dans le Parc National Kahuzi-Biega de la République du Zaire. Deux bandes de ces singes ont été étudiées dans un massif isolé de foret de montagne à la lisière du parc. Trente-six plantes leur servaient de nourriture dont quatre étaient tellement préférées qu'elles constituaient 77 % de l'ensemble de leurs activités nutritionnelles, la recherche d'arthropodes étant inclue dans ces dernières. Ces quatre plantes nutritives principales obtiennent leur importance par le fait que les animaux en consomment divereses parties, non seulement les fruits, mais aussi les fleurs et les jeunes pousses. Par consequent, l'utilisation de ces plantes comme source d'alimentation ne dépend pas exclusivement d'une seule de leurs phases reproductives. Les singes procèdent, à la recherche de la nourriture, d'une façon selective: ils mangent d'une feuille soit la limbe, soit la pétiole, d'une fleur seulement le fond etc. Les arthropodes représentent une partie considérable de la nourriture. Leur recherche réclame 11 % des activités alimentaires. Ils sont considérés comme fournisseurs essentiels des protéines. Nous avons constaté des préférences alimentaires spécifiques d'une bande et d'un sexe. L'influence des bandes sur la végétation est discutée, notamment leur importance pour la répartition des semences.

Literatur

Aldrich-Blake, F. P. G. (1970): The ecology and behaviour of the blue monkey *Cercopithecus mitis stuhlmanni*. Ph. D. thesis, Bristol.

— (1970): Problems of social structures in forest monkeys. In Crook, J. H. (Ed.): Social behaviour in birds and mammals, pp. 79—101. London: Academic Press.

Bouliere, F.; Bertrand, M.; Hunkeler, C. (1970): Ecology and behaviour of Lowe's guenon (*C. campbelli lowei*) in the Ivory coast. In Napier and Napier (Ed.): Old World Monkeys, pp. 297—350. London: Academic Press.

Chalmers, N. R. (1968): Group composition, ecology and daily activities of free living mangabeys in Uganda. Folia Primat. **8**, 263—281.

Crook, J. H. (1970): Social organization and the environment: aspects of contemporary social ethology. Animal Behavior **18**, 197—209.

Crook, J. H.; Gartlan, J. S. (1966): Evolution of primates societies. Nature, London **210**, 1200—1203.

Eisenberg, J. F.; Muchenhirn, N. A.; Rudran, R. (1972): The relation between ecology and social structure in primates. Science **176**, 863—874.

Gartlan, J. S.; Brain, C. K. (1968): Ecology and social Variability in *Cercopithecus aethiops* and *C. mitis*. In Jay, P. C. (Ed.): Primates, pp. 253—292. New York: Holt, Rinehart & Winston.

Gartlan, J. S.; Struhsaker, T. T. (1972): Polyspecific associations and niche separation of rain-forest anthropoids in Cameroon, West Africa. J. Zool., London **168**, 221—266.

Glander, K. E. (1973): In Vorbereitung (9. International Congress of Anthropological and Ethnological Sciences, Chicago).

Hladik, C. M. (1973): In Vorbereitung (9. International Congress of Anthropological and Ethnological Sciences, Chicago).

Hladik, C. M.; Hladik, A. (1967): Observation sur le role de Primates dans la dissémination de végétaux de la foret gabonaise. Biologica Gabonica **3**, 43—58.

— (1969): Rapports trophiques entre végétation et Primates dans la foret de Barro-Colorado (Panama). Terre et la Vie **23**, 25—117.

Hladik, C. M.; Hladik, A.; Bousset, J.; Valdebouze, P.; Veroben, G.; Delort-Laval, J. (1971): Le régime alimataire des Primates de l'ile de Barro-Colorado (Panama). Folia Primat. **16**, 85—122.

Margalef, R. (1949): Una aplicación de las series logarítmicas a la fitología. P. Inst. Biol. Apl. **6**, 59—72.

— (1951): Diversidad de especies en las communidades naturales. P. Inst. Biol. Apl. **9**, 5—27.

Omar, A.; de Vos, A. (1970): Damage to exotic softwoods by Sykes monkeys, *Cercopithecus mitis kolbi*, Neumann. Est afr. agric. Forest. J. **35** (4), 323—330.

Rahm, U. (1970): Ecology, zoogeography and systematics of some african forest monkeys. In Napier and Napier (Ed.): Old World Monkeys. pp. 585—626. London: Academic Press.
Rasch, D.; Enderlein, G.; Herrendörfer, G. (1973): Biometrie. Berlin: VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag.
Siegel, S. (1956): Nonparametric Statistics. New York, Toronto, London: McGraw-Hill Book Company, Inc.
Struhsaker, T. T. (1969): Correlates of Ecology and social organization among African Cercopithecines. Folia primat. **11**, 80—118.
Thomas, R. (1941): Carte Forestière du Domaine et de certaines regiones limitrophes à l'échelle de 1:1 000 000; Commentaire. Bruxelles: Comité National du Kivu.

Anschrift des Verfassers: Dr. Hans-Jörg Schlichte, Zoologisches Institut der Universität Göttingen, D — 34 Göttingen, Berliner Straße 28

Zur Sonderstellung der Zwergmaus (*Micromys minutus* Pallas, 1771) und der Bisamratte (*Ondatra zibethicus* Linné, 1766) im Zoologischen System unter Berücksichtigung der Morphologie der Spermien

Von E. von Lehmann und H.-E. Schaefer

Aus dem Zoologischen Forschungsinstitut und Museum A. Koenig, Bonn, und Pathologischen Institut der Universität Köln

Eingang des Ms. 8. 11. 1974

Einleitung

Schon 1945 schrieb G. G. Simpson in seinen Principles of Classification an Classification of Mammals im Hinblick auf die große Familie der Muridae "... A few other groups, although clearly arising from the Murinae seem to be phylogenetic units, and they have perhaps diverged sufficiently from the stem forms to be called subfamilies ..." Durch die differenziertere Untersuchung einzelner Strukturen der Säugetiere ergaben sich in den letzten Jahren neue Einblicke in die Verwandtschaftsbeziehungen einiger Säugetiergruppen. So konnten die Verfasser dieser Arbeit kürzlich über die Morphologie und den taxonomischen Wert von Kleinsäugerspermien mit Anwendung neuer Methoden berichten (v. Lehmann und Schaefer 1974). Es wurde dort gezeigt, daß alle bisher untersuchten Vertreter aus der Familie der Echtmäuse (Muridae) und der Wühlmäuse (Arvicolidae) prinzipiell übereinstimmende gattungstypische Formen des Spermienkopfes (= spitze, asymmetrische Köpfe, „Beilform") haben (über abgewandelte Spitzen bei *Microtus sachalinensis* und *Microtus socialis* siehe Aksenova 1973). Zwei Gattungen bzw. Arten fallen durch den abweichenden Bauplan ihrer Spermien-

Z. Säugetierkunde 40 (1975) 214—221

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

köpfe (abgerundet, stumpf) aus dem Rahmen der Echt- und Wühlmäuse: Die palaearktische Zwergmaus *(Micromys minutus)* einerseits und die nearktische, aber in der Alten Welt jetzt weit verbreitete Bisamratte *(Ondatra zibethicus)* andererseits.

Methodik

Zur Untersuchung gelangten ausschließlich reife Spermien möglichst frisch toter Tiere, wie sie aus den Nebenhoden zu gewinnen sind. Die Fixation der luftgetrockneten Nebenhodenausstriche erfolgt in Äthanol/Formalin 9/1 (10 min, Zimmertemperatur). Anschließend wird 3mal in Aceton gespült und an der Luft getrocknet. Kernfärbung mit der FEULGEN-Reaktion (Hydrolyse 10 min bei 60° C in 1 N HCl). Gegenfärbung in 0,5%iger wässriger Anilinblaulösung bei 60° C 60 min lang. Schließlich 1 min in fließendem Wasser spülen, 30—60 sec in 70%igem Äthanol differenzieren, über die aufsteigende Alkoholreihe in Xylol bringen und in Eukitt eindecken.

Ergebnisse der vergleichenden Spermienmorphologie

Die angewandte Färbetechnik erlaubt eine selektive Darstellung (Rotfärbung) des DNS-haltigen Spermienkopfes durch die FEULGEN-Reaktion. Akrosom und Schwanzstrukturen kontrastieren blau durch die Gegenfärbung mit Anilinblau. Wegen der konstant gehaltenen Reaktionsbedingungen der FEULGEN-Färbung erlauben unterschiedliche Farbintensitäten der (im Original) rot gefärbten Spermienköpfe Rückschlüsse auf die bei den einzelnen Tierarten unterschiedlich dichte Packung der für den Ausfall der FEULGEN-Reaktion verantwortlichen DNS. Der Grad der räumlichen DNS-Akkumulation ist artabhängig. Von den untersuchten Arten zeigen die Spermienköpfe von *Micromys minutus* (Abb. 2), *Ondatra zibethicus* (Abb. 3a) und *Myocastor coypus* (Abb. 3b) die höchste Anfärbung und somit größte DNS-Dichte. Eine besonders geringe DNS-Kondensation bzw. schwache Anfärbung zeigen dagegen die Spermienköpfe von *Mus pahari* (Abb. 1b) und *Hapalomys longicaudatus* (Abb. 1c). Der Größenvergleich der abgebildeten Spermien (gleiche Vergrößerung in allen Abbildungen!) läßt in diesem Zusammenhang deutlich werden, daß zwischen Kopfgröße und Farbintensität offenbar ein reziprokes Verhältnis besteht, d. h. kleine Köpfe zeichnen sich durch eine hohe, große Köpfe durch eine geringe DNS-Konzentration aus. Daraus läßt sich ableiten, daß die species-spezifischen Größenunterschiede der Spermien wesentlich durch eine unterschiedlich dichte DNS-Packung und nicht durch Unterschiede in der DNS-Menge pro Kern bedingt sind.

Abgesehen von der verschiedenen Größe zeigen die Spermienköpfe der untersuchten Nager artabhängige Formunterschiede. Bei den Murinen bzw. Microtinen (Abb. 1a—c, Abb. 4a—b) findet sich fast gesetzmäßig ein asymmetrisch spitz zulaufender Kopf, wobei die Asymmetrie teilweise durch einen seitlichen Schwanzansatz bedingt ist. Das Akrosom ist meist länglich ausgezogen und nach „dorsal" abgebogen. Aus der Literatur sind eine Anzahl weiterer Murinenarten mit prinzipiell gleichartigen Spermienkopfformen bekannt (weitere Angaben bei v. LEHMANN und SCHAEFER 1974).

Um so auffallender sind die stumpfen und abgerundeten Spermienköpfe bei den Murinen bzw. Microtinen *Micromys minutus* (Abb. 2) und *Ondatra zibethicus* (Abb. 3a). Bei *Micromys* ist eine Asymmetrie durch den nicht vollkommen mittelständigen Schwanzansatz noch angedeutet, bei *Ondatra* besteht eine komplette Symmetrie, wie sie in gleicher Form bei *Myocastor coypus* (Abb. 3b) und bei *Muscardinus avellanarius* (Abb. 3c) zu beobachten ist, also bei Nagern, die nicht der Familie der Muriden oder Arvicoliden zugerechnet werden.

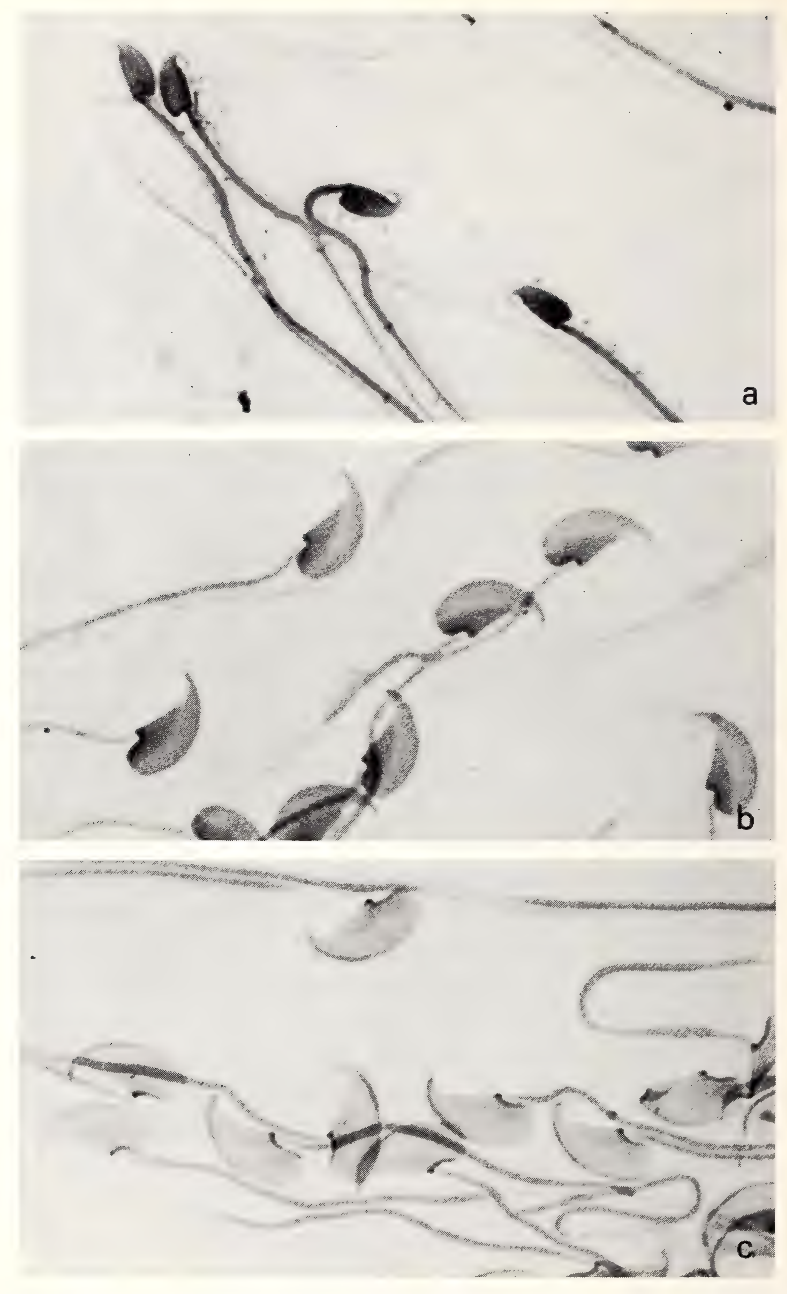


Abb. 1. Spermien verschiedener Muriden und Arvicoliden mit typisch asymmetrisch spitzer Kopfform. a = *Microtus oeconomus;* b = *Mus pahari;* c = *Hapalomys longicaudatus.* (Endvergrößerung etwa 1500fach)

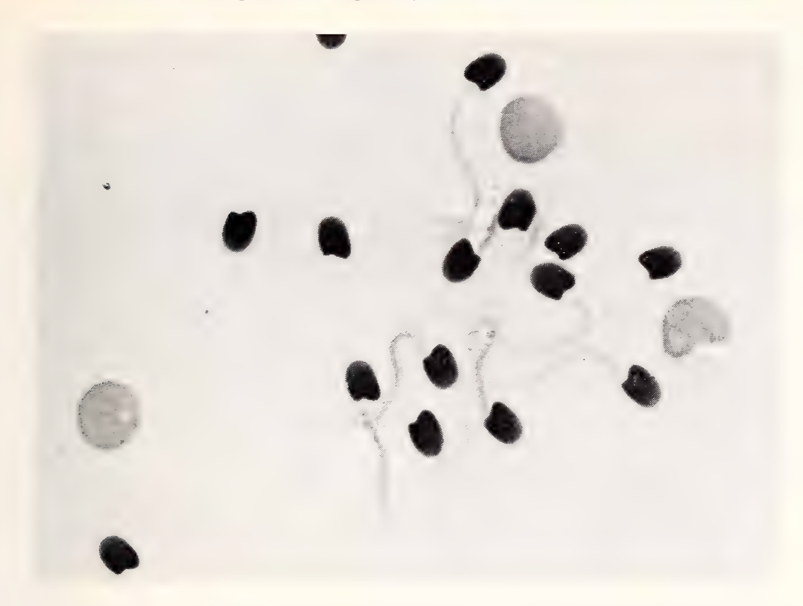


Abb. 2. Die stumpf-rundliche Kopfform der Spermien von *Micromys minutus* weicht vom üblichen Kopftyp der Muridenspermien (vgl. Abb. 1) ab und zeigt Ähnlichkeit mit den Spermienköpfen der Gliriden (Abb. 3c) und Caviomorphen (Abb. 3b). (Endvergrößerung etwa 1500fach)



Abb. 3. Die symmetrische stumpf-rundliche Form der Spermienköpfe von *Ondatra zibethicus* (a) unterscheidet sich, ähnlich wie bei *Micromys minutus* (Abb. 2), deutlich vom üblichen Muriden- und Arvicolidentyp (Abb. 1a—c) und weist hinsichtlich der stumpfen Spitze Ähnlichkeiten mit *Myocastor coypus* (Caviomorpha) (b) und *Muscardinus avellanarius* (Gliridae) (c) auf. (Endvergrößerung etwa 1500fach)

Korrelation der Spermienmorphologie mit anderen taxonomischen Parametern

I. Die Zwergmaus

Diese entscheidende Abweichung in der Morphologie der Spermien und die Übereinstimmung mit stammesgeschichtlich älteren Gruppen steht im Einklang mit äußeren Gemeinsamkeiten, die die Zwergmaus mit den Schläfern (Gliridae), insbesondere mit der Haselmaus *(Muscardinus avellanarius)* verbindet. Es bezieht sich dies zwar vor allem auf die enge Anpassung an einen ähnlichen Lebensraum (Klettern im Gebüsch bzw. im Halmenwald, freihängende Kugelnester) und die damit verbundenen gemeinsamen oder ähnlichen Verhaltensweisen, durch die die Zwergmaus von den anderen heimischen Echtmäusen abrückt (Frank 1957: „. . . weicht daher in vielen Zügen weitgehend vom Normalverhalten der Langschwanzmäuse [Murinae] ab.") und sich den Schläfern nähert. Aber auch tiefergreifende physiologische Parallelen sind festzustellen: Die Zwergmaus hat im Alter die ocker betonte Rückenfarbe, die die anderen Murinen der kühleren Klimabereiche nicht haben, die aber für die Haselmaus charakteristisch ist, und zweitens ist der Winterschlaf bei der Zwergmaus zwar nicht entwickelt, hat aber durch ein lethargisches „Vorstadium" – wie bei den Hörnchen! – einen Ersatz. Ferner wird die Zwergmaus in eine tiefere Intelligenzstufe eingeordnet als die anderen Langschwanzmäuse (Mohr 1938), und schließlich sind auch im Körperbau deutliche Abweichungen, die die Sonderstellung der Zwergmaus ausmachen: die kleinen Ohrmuscheln („bilchähnlicher Ausdruck"), der Greifschwanz, der als Stütze beim Klettern dient, und die abweichend geformten Sohlenschwielen der



Abb. 4. Die Spermienköpfe von *Vandeleuria oleracea* (a) und *Pithecheirus parvus* (b) entsprechen dem asymmetrisch-spitzen Muridentyp (Abb. 1b und c). (Endvergrößerung etwa 1500fach)

Zwergmaus (Sokolov et al. 1963, p. 435). Hinzu kommt eine gewisse Anpassung an das Wasser: Temperaturregulation durch Schwanzkühlen (Frank 1952) und Klappen zum Verschließen des Gehörganges (Sokolov et al. 1963, p. 435).

Bei diesen Sonderanpassungen der Zwergmaus, vor allem an das Klettern (Piechocki 1958), verbunden mit den abweichenden morphologischen Zügen (Spermien), lag es nahe, sie mit den Formen zu vergleichen, die im System herkömmlicherweise in der Nähe der Zwergmaus, also weit unten in der Unterfamilie der Murinen, untergebracht sind. Es sind dies die Vertreter der Orientalis *Hapalomys* (Abb. 1c), *Vandeleuria* (Abb. 4a) und *Pithecheirus* (Abb. 4b). Durch das große Entgegenkommen von Herrn Prof. Dr. A. Gropp, Lübeck, und seiner Kollegen in Indien und Thailand gelang es, Hodenausstriche von allen drei Gattungen (drei Arten) zu bekommen, von denen wir die Färbungen und Aufnahmen hier abbilden.

Wie aus den Abbildungen zu ersehen ist, sind die Spermienköpfe bei allen drei asiatischen Arten nicht abgerundet (also altertümlich) wie bei *Micromys,* obwohl die Arten äußerlich und auch in der kletternden Lebensweise mit der Zwergmaus sehr weit übereinstimmen. Sie haben „moderne", d. h. spitze und asymmetrische Spermienköpfe in der typischen Beilform, und es besteht daher kein Anlaß, eine nähere Verwandtschaft zu *Micromys* anzunehmen.

II. Die Bisamratte

Bei der Bisamratte *(Ondatra zibethicus)* besteht zwar eine gute Übereinstimmung im Gebiß mit dem der altweltlichen Wühlmäuse, aber im übrigen sind die trennenden morphologischen Merkmale in die Augen springend und erheblich deutlicher verglichen mit dem Abstand zwischen *Micromys* und den anderen Echtmäusen.



Abb. 5. Ondatra zibethicus (Bisamratte). Die hellen Flankendrüsenfelder sind weit zum Rükken verlagert. a = komplettes, b = geschorenes Fell (Coll. F. Hering, Frankfurt/Main — von 2117 Fellen 1117 „nierenstellig")

Die Bisamratte übertrifft schon in der Größe unsere größten Wühlmäuse *(Arvicola)* erheblich, hinzu kommt die hochgradige Spezialisierung durch die Anpassung an das Wasserleben. Der lateral abgeplattete, praktisch nackte Ruderschwanz, die dichten und langen Schwimmborsten an den Hinterfüßen und die verschließbaren Gehör- und Luftwege (HOFFMANN 1958) entfernen sie, im Verein mit der zeitweilig ganz animalischen Nahrung, entscheidend von den euroasiatischen Wühlmäusen. Auch die Flankendrüsenfelder (Abb. 5) liegen an den Körperseiten wesentlich höher als zum Beispiel bei *Arvicola* oder *Clethrionomys*, sicher, um das Sekret beim Schwimmen und Waten oberhalb des Wasserspiegels zu halten. Ob alle Bisamratten aktive Duftdrüsen an den Flanken entwickeln, ist fraglich; die Drüsen selbst scheinen nach unseren histologischen Befunden nur wenig vergrößerte Haarbalgdrüsen (Talgdrüsen) darzustellen. Man kann aber annehmen, daß die entsprechenden „Nierenflecken" im Fell zumindest anzeigen, wo diese Drüsen gelegentlich entstehen können (oder in der Stammesgeschichte vorhanden waren) — und dieser Bezirk liegt also durchaus nicht an der gleichen Stelle wie bei den altweltlichen Arvicoliden.

Wie weit diese aufgeführten Abweichungen der Bisamratte, vor allem in bezug auf die Morphologie des Spermienkopfes, auch bei weiteren, nahe verwandten Gattungen der Neuen Welt *(Neofiber, Phenacomys)* zutreffen, muß späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben. Auf jeden Fall heben sich *Ondatra* einerseits und *Micromys* andererseits so stark aus dem Verband ihrer Unterfamilien heraus (Microtinae bzw. Murinae), daß es angebracht erscheint, beide vorläufig zumindest in je einen *neuen Tribus* — Ondatrini bzw. Micromyini — zu stellen.

Zusammenfassung

Eine Analyse der Spermienmorphologie der Familien der Echtmäuse (Muridae, Rodentia) und der Wühlmäuse (Arvicolidae, Rodentia) läßt erkennen, daß je ein Vertreter der Palaearktis *(Micromys minutus)* und der Nearktis *(Ondatra zibethicus)* durch entscheidende morphologische Abweichungen des Spermienkopfes aus dem Rahmen der jeweiligen Familie fällt. Die Spermienform dieser beiden Arten zeigt Beziehungen zu anderen Familien, die phylogenetisch ältere Züge haben. Es werden weitere Abweichungen der beiden Arten im physiologischen und ethologischen Bereich (im Zusammenhang mit besonderen ökologischen Anpassungen) aufgezeigt. Unter Bewertung dieser taxonomischen Kriterien, vor allem des Spermienkopfes, wird vorgeschlagen, diese beiden Arten (Gattungen) als Vertreter je eines besonderen Tribus (Micromyini und Ondatrini) aufzufassen.

Summary

The taxonomic position of the harvest-mouse (Micromys minutus Pallas, 1771) and of the beaver-rat (Ondatra zibethicus Linné, 1766) in the natural order with regard to the morphology of spermatozoa

The heads of spermatozoa in the family of Muridae (Rodentia) generally are exhibiting a similar disign. Apart from species specific differences, asymmetrically pointed heads are prevailing. One palaearctic *(Micromys minutus)*, and one nearctic species *(Ondatra zibethicus)* however are deviating from this pattern. With regard to the morphology of spermatozoa these species are more related to phylogenetically elder rodent families. Those microscopic deviations are correlated to physiologic and ethologic peculiarities occurring in the two species. Thus these very species ought to be dovetailed into special tribes (Micromyini and Ondatrini).

Literatur

AKSENOVA, T.G. (1973): Der Bau des Spermienkopfes bei einigen Wühlmausarten der Gattung *Microtus* (Rodentia, Cricetidae). Zool. J. (Moskau) **52**, 625—629 (russ.).

FRANK, F. (1952): Kleine Beobachtungen an der Zwergmaus *(Micromys minutus* Pall.) mit ökologischen Folgerungen. Bonn. zool. Beitr. **3**, 207—209.

— (1957): Zucht und Gefangenschaftsbiologie der Zwergmaus *(Micromys minutus subobscurus* Fritsche). Z. Säugetierkunde **22**, 1—44.

Hoffmann, M. (1958): Die Bisamratte. Leipzig: Akad. Verl. Ges., Geest u. Portig.
v. Lehmann, E.; Schaefer, H.-E. (1974): Über die Morphologie und den taxonomischen Wert von Kleinsäugetierspermien. Bonn. zool. Beitr. **25**, 23—27.
Mohr, E. (1938): Die freilebenden Nagetiere Deutschlands. Jena: Gustav Fischer.
Piechocki, R. (1958): Die Zwergmaus. Neue Brehm-Bücherei. Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen.
Simpson, G. G. (1945): The Principles of Classification and a Classification of Mammals. Bull. Am. Museum Nat. Hist., New York, **85**, I—XVI, 1—350.
Sokolov, I. I.; Gromow, I.; Gureew, A. A.; Nobukov, G. A.; Strelkow, P. P.; Tschanskii, K. K. (1963): Die Säugetierfauna der UdSSR. Akad. d. Wiss. der UdSSR, Zool. Institut, Moskau-Leningrad (1963), russ.

Anschriften der Verfasser: Prof. Dr. E. v. Lehmann, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, 53 Bonn, Adenauerallee 150—164; Prof. Dr. H.-E. Schaefer, Pathologisches Institut der Universität zu Köln, Abteilung für Feinstrukturelle Pathologie, 5 Köln 41, Josef-Stelzmann-Straße 9

The effects of climate and vegetation on the distribution of small rodents in Western Nigeria

By D. C. D. Happold

Department of Zoology, University of Ibadan

Receipt of Ms. 5. 8. 1974

I. Introduction

This study is a result of extensive trapping in Western Nigeria from 1967 to 1972 in many types of natural vegetation. The objects of this work were 1. to determine whether there is any ecological separation of forest and savanna species, 2. to estimate the densities of small mammals in the different vegetation zones, and 3. to determine the preferred habitat of the different species of small mammals.

General information on the taxonomy and distribution of the 15 species was also collected. The trapping programme was restricted to habitats which were not unduly disturbed by human activities (although most of the area has been modified to a greater or lesser extent by tree felling, farming and burning). Because these natural habitats are being destroyed rapidly, it seemed prudent to study the rodents in these habitats before too many irreversible changes occur; similarly the results of this study were a basis for comparison with regions which have been altered by man's activities.

II. The study area

"Western Nigeria" is the area bounded by the river Niger on the east and north, the Dahomey border on the west, and the Gulf of Guinea coastline on the south (4° 25'N to 11° 75'N, and 2° 75'E to 6° 75'E) (Fig. 1). This area extends for a

Z. Säugetierkunde 40 (1975) 221—242

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

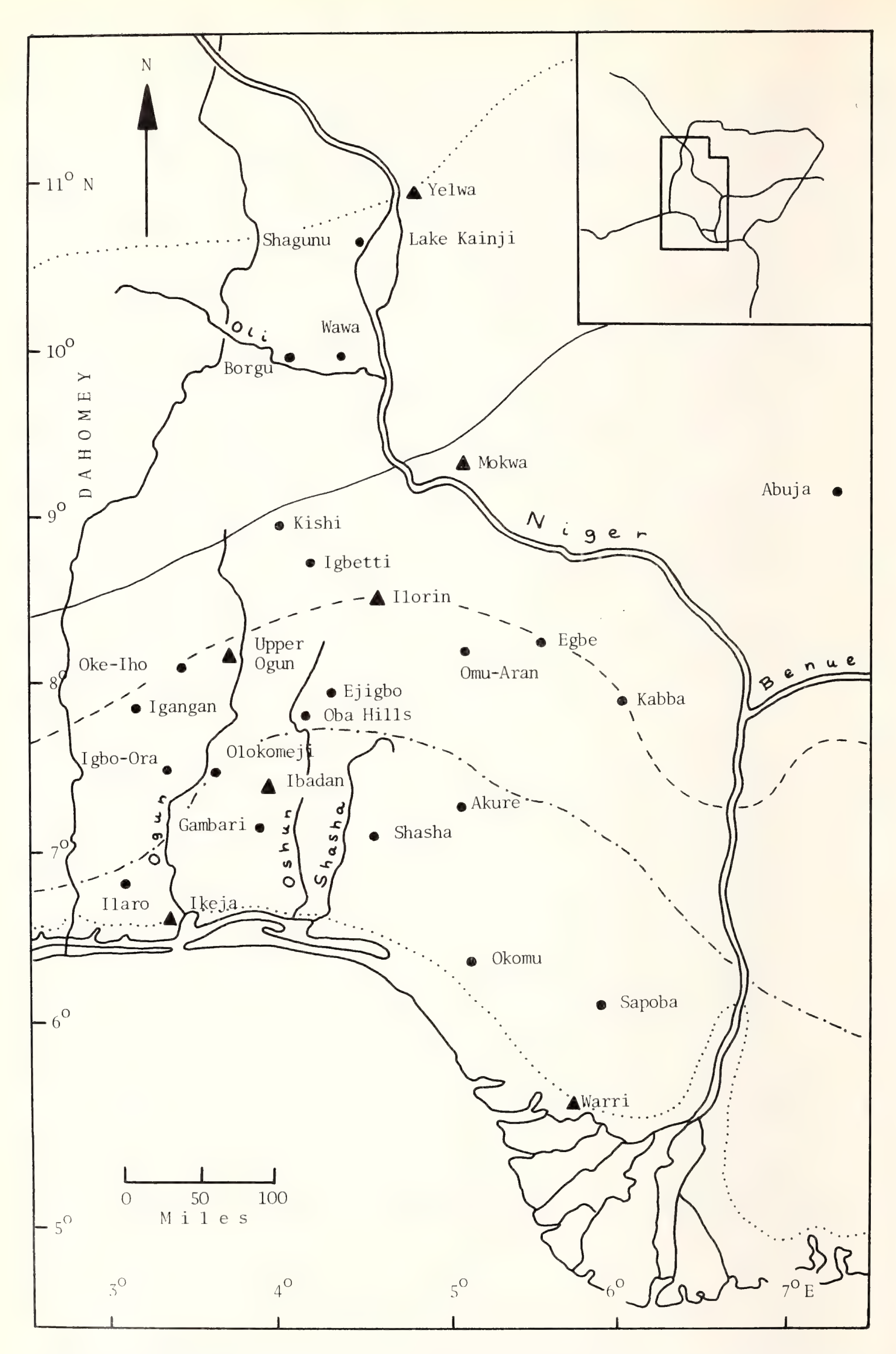


Fig. 1. Map of western Nigeria to show vegetation zones, collecting localities and meteorological stations. Lower dotted line — northern boundary of swamp vegetation. Dashed and dotted line — northern limit of lowland rain forest. Dashed line — northern limit of derived savanna. Unbroken line — northern limit of southern guinea savanna. Upper dotted line — northern limit of northern guinea savanna. North of the upper dotted line is Sudan savanna. ● — collecting localities. ▲ — meteorological stations. Inset map of Nigeria shows the position of the study area

north-south distance of about 400 mi (640 km), and a transect along this line passes through many vegetation and climatic zones (see below). The coastal lowlands extends for 100—140 mi (160—224 km), and most of this land is less than 150 m above sea level. Further north there is a gradual increase in altitude to a plateau of 300—600 m, and finally a decline towards the valley of the Niger river. Although none of this area is high, there are rolling hills and deep river valleys in many inland localities.

A geological map of western Nigeria (Federal Surveys Nigeria) shows that the coastal regions are Quarternary deposits with Tertiary sedimentary rocks further inland. The majority of the interior is formed of Pre-Cambrian basement rocks or Mesozoic sandstones. The soil zones show a similar patterning to that of the rocks. In the coastal regions and in the valley of the Niger river there are alluvial soils, and further inland, corresponding to the lowland forest zone, are clays and sandy loans. Many of these soils are leached and infertile due to the heavy rainfall, and lateritic soils are common in some localities. The main part of the study area has grey or reddish laterite soils, many of which are eroded and rather infertile. Alluvial soils are found in river valleys where the thicker vegetation reduces erosion.

Rocky hills, or inselbergs, occur throughout the region especially in the savanna. They may be single monoliths rising up to 150 m above the surrounding savanna, or a mass of large boulders. Inselbergs have a specialised flora, and some tree species are able to grow in crevices in the rocks.

Most rivers in western Nigeria are orientated in a north-south direction: those south of the plateau drain southwards into the Gulf of Guinea, those north of the plateau flow northwards into the Niger river which flows south-east and then south after its join with the Benue river. The Niger river has seasonal fluctuations in water level, but all other rivers dry up completely or are reduced to isolated pools of water in the dry season.

General description of the topography of western Nigeria are given by Iloeje (1965) and Udo (1970).

III. Vegetation and climate

The study area consists of six vegetation zones (Fig. 1). In the south is lowland forest; further north are derived savanna, southern guinea savanna, and northern guinea savanna. South of the forest is mangrove swamp, and in the extreme north is Sudan savanna, but since these two zones were not sampled, they are not referred to in this paper. The vegetation is primarily determined by the annual rainfall and the length of the dry season, but in recent years human activities have influenced the structure of the vegetation and the limits of each vegetation zone. Details of the vegetation of western Nigeria are given by Hopkins (1965b), Jackson (in press), Keay (1959) and Rosevear (1953).

a. Lowland Rain forest

Moist semi-deciduous lowland rain forest covers most of the southern part of the country except in the extreme south-west corner near the Dahomey border. The climate of western Nigeria supports the driest sort of tropical forest, and many of the tree species are deciduous for part of the year. The important families of forest trees are Sterculiaceae, Ulmaceae and Moraceae. The emergent trees are 50—120 ft (15—36 m) tall and they form a broken upper canopy. The lower tree layer, 25—50 ft (7.5—15 m) high, forms a dense canopy with the crowns of many trees touching each other. These tall trees produce dense shade which is broken in places where a tree

has fallen. The herb layer is formed of sparse shrubs, tree seedlings, and some herbaceous plants and grasses. The forest floor is open with large areas of bare earth. During the dry season, the soil is covered with leaves but these decompose gradually during the rainy season due to the action of cryptozoa, earthworms and fungi.

Much of the lowland forest has been destroyed by local farming, commercial felling, and the removal of indigenous trees so that exotic plantations can be established (e. g. teak, *Tectona grandis)*. Good examples of forest at the present time are found only in the Forest Reserves, but even these are gradually being destroyed. When forest is cut down, secondary regrowth produces very different vegetation and climatic conditions. A tangle of low shrubs and herbs covers the ground, and if undisturbed there is a succession of shrub and tree species until eventually secondary forest is formed.

Climate

The climate is warm and humid. There is a wet season with rain falling every few days, and a short dry season lasting from December to February. However, the temperatures are comparatively stable throughout the year and the relative humidity is always high. At Ikeja near the coast, the mean monthly temperatures range from 24.2° C in July to 26.4° C in January, and the mean daily range of temperature is 7 degrees in July and 10 degrees in January (Table 1, Fig. 2). Rainfall has been recorded in every month of the year, although typically there are peaks of rainfall in June and October (Fig. 2). The annual rainfall is approximately 1600 mm, and there is an average of 125 rainy days each year.

In other parts of the forest zone, temperatures and relative humidities are similar to those at Ikeja, but characteristics of the rainfall may vary. In the east near the Niger delta, the rainfall is higher and distributed over a longer period of the year. Warri, for example, has an average annual rainfall of 2790 mm falling on about 186 days, and there are no months when there is less than 25 mm of rain. In the northern part of the forest zone near the boundary with the derived savanna, the rainfall is smaller and the wet season is shorter. Ibadan, for example, has an average annual rainfall of 1240 mm falling on about 122 days, and there are three months with less than 25 mm of rain (Table 1). Consequently the dry season is more extended than at Ikeja or Warri.

Microhabitat for rodents

Conditions in the microhabitat are fairly uniform throughout the year and any fluctuations tend to be gradual and slight. Green vegetation is present in every month and leaves, fruits and flowers fall from the higher levels in varying amounts each month. The forest floor is covered with dead leaves in the dry season, and practically bare during most of the wet season. The canopy prevents direct sunlight reaching the forest floor, and it is likely that soil temperatures remain almost uniform throughout the year. There are many partly decayed and fallen trees, crevices in buttress roots, and cracks in the soil which are used as domiciles by small rodents. Climatic measurements taken near the ground in Gambari forest (Happold, unpubl.) are probably typical for most other forests in western Nigeria. The mean annual temperature was 23.3° C. In February during the dry season, the mean monthly temperature was 25.8° C with a range of thirteen degrees, and in July during the wet season the mean monthly temperature was 21.0° C with a range of seven degrees. The annual mean relative humidity was 88.8 %; the lowest monthly mean was 75.3 % in February, and the highest was 96.3 % in August.

Table 1

Meteorological data for seven localities in forest, derived savanna, southern guinea savanna and northern guinea savanna in western Nigeria[1]

	Forest			Derived Savanna		Southern Guinea Savanna	Northern Guinea Savanna
	Warri	Ikeja	Ibadan	Upper Ogun	Ilorin	Mokwa	Yelwa
Temperature	(15)	(15)	(15)	(6)	(15)	(5)	(15)
Annual Mean Maximum (° C)	31.1	30.3	30.8	32.3	32.4	33.6	34.4
Annual Mean Minimum (° C)	22.5	22.1	21.4	22.5	20.8	21.0	21.0
Maximum recorded (° C)	36.6	36.6	37.8	36.6	39.4	41.1	42.8
Minimum recorded (° C)	11.1	13.9	11.1	20.0	8.9	7.8	7.8
Mean daily range (Jan)	11 degs	10 degs	12 degs	13 degs	17 degs	20 degs	22 degs
Mean daily range (Jul)	7 degs	7 degs	7 degs	10 degs	8 degs	9 degs	8 degs
Rainfall	(65)	(27)	(66)	(10)	(55)	(20)	(30)
Average annual rainfall (mm)	2790	1598	1240	1250	1288	1100	1069
Average number of rainy days/year	186	125	122	—	109	84	80
Number of months with an average of less than 25 mm of rain	0	1	3	2	3	5	4
Relative Humidity	(?)	(?)	(?)	(?)	(?)	(?)	(?)
Average annual relative humidity at 1600 hrs	72 %	74 %	62 %	—	53 %	50 %	42 %
Mean monthly maximum relative humidity at 1600 hrs	82 % (Jul)	82 % {Jun, Jul}	77 % (Jul)	—	70 % {Jul, Aug}	70 % (Aug)	71 % (Aug)
Mean monthly minimum relative humidity at 1600 hrs	62 % {Jan, Feb}	63 % (Feb)	42 % (Feb)	—	29 % (Feb)	21 % (Feb)	15 % (Feb)
Number of months with less than 50 % relative humidity at 1600 hrs	0	0	2	—	5	5	7

[1] The position of each locality is shown in Fig. 1, and additional meteorological data is given in Fig. 2. The figures in brackets indicate the number of years of records used to compile the averages. (Original temperature records in degrees Fahrenheit, and rainfall in inches. Data supplied by the Meteorological Division, Federal Ministry of Agriculture and Natural Resources, Lagos, Nigeria.)

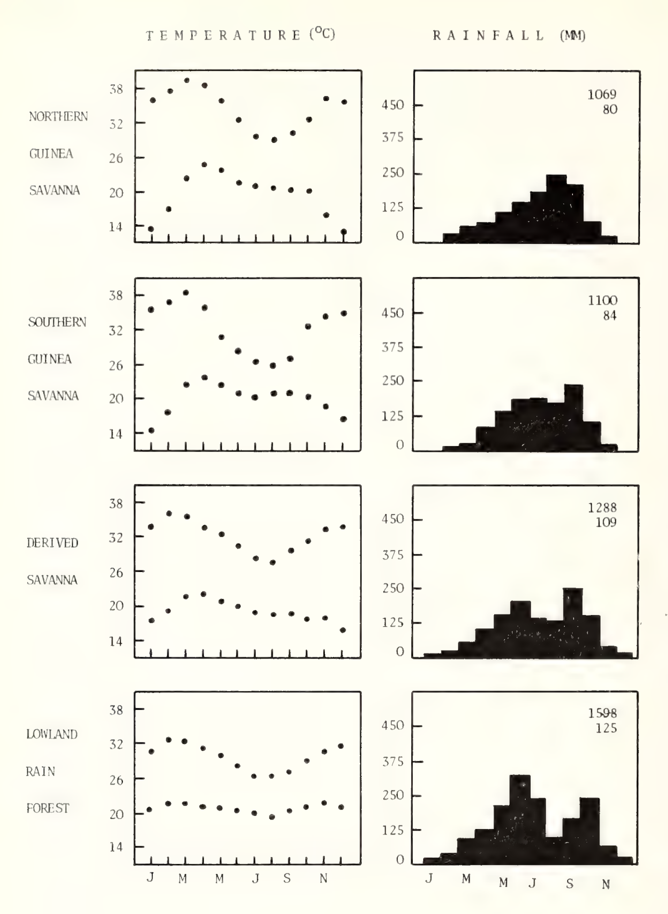


Fig. 2. Temperature and rainfall in the lowland forest, derived savanna, southern guinea savanna and northern guinea savanna of western Nigeria. Three aspects of the environment are shown for each habitat. 1. The mean monthly maximum temperature (° C). 2. The mean monthly minimum temperature (° C). 3. The mean monthly rainfall (mm). The top figure in the right hand corner shows the average annual rainfall in mm, and the bottom figure shows the average number of rainy days each year. The following trends occur from south to north: a. Seasonal changes in climate become more conspicuous, b. The daily fluctuation in temperature becomes more conspicuous, especially in the dry season (Nov—Mar/Apr), c. There is a decrease in rainfall and in the number of rainy days. (Meteorological data: lowland rain forest zone — Ikeja; derived savanna zone — Ilorin; southern guinea savanna zone — Mokwa; northern guinea savanna zone — Yelwa. From: Meteorological Division, Federal Ministry of Agricultural and Natural Resources, Lagos, Nigeria.)

b. Derived savanna

North of the forest zone is "derived savanna" (Fig. 1). The climatic climax of this zone is forest, but the combination of felling, farming and burning creates clearings in the forest which are invaded by savanna grasses and fire-resistant savanna trees. The grasses are burnt annually and this kills the less tolerant forest species, and therefore encourages the spread of savanna conditions. This process continues so that all the forest is destroyed and is replaced by "derived savanna". Relics of the former forests are found along some river valleys, in some areas remote from river valleys, and in rocky areas unsuitable for cultivation.

The commonest tree species in the derived savanna at Olokomeji are *Lophira lanceolata, Butyrospermum paradoxum, Burkea africana, Daniellia oliveri* and *Pterocarpus erinaceus* (Hopkins 1962). The general appearance of the derived savanna is similar to that of the southern guinea savanna, and the presence of isolated semi-fire-resistant forest trees such as *Triplochiton, Terminalia* and *Chlorophora* show that the area was originally part of the forest zone. The trees in the derived savanna grow to 40 ft (12 m), and in places they form a dense cover above the grasses. Many trees are gnarled and irregular in shape due to frequent burning and

subsequent regrowth. Most species lose their leaves at the beginning of the dry season, and the sprouting of new leaves occurs before the rains begin. The fallen leaves form leaf litter on the ground; much of this burnt, but where burning does not occur the leaves remain until they decompose during the rains.

In the derived savanna, as in all savannas, there is annual burning of the grasses. At the end of the rains, the grasses are 5–8 ft (1.5–2.4 m) tall. Most of the burning occurs as soon as the grasses are dry in December–January, and so the effects of the fire are not too severe. The grass is burnt to ashes, and the trunks of the trees are blackened and scorched. The fire passes through the grasslands very quickly so the actual burning and high temperatures last for only a few minutes. The dryness of the grass varies with the topography of the land and some patches of grass remain unburnt. The pattern of burnt and unburnt grass varies from year to year depending on the dryness of the grass at burning and the date when burning commences.

The grass tussocks and the suckers from the trees begin to sprout from the bare ground a few weeks after burning and before the rains begin in March-April. Growth of the grasses continues until August–September when the grasses are in flower.

Climate

Since the climatic climax of the derived savanna zone is lowland rain forest, the climate shows many similarities to that of the present forest zone. At Upper Ogun, the mean monthly temperatures and daily range of temperature are similar to those of the forest zone, and the annual rainfall is similar to that at Ibadan (Table 1).

There are larger fluctuations in temperature in the northern part of the derived savanna. At Ilorin, for example, the mean monthly temperatures range from 24.7° C in July to 26.1° C in January, and the mean daily range of temperature is eight degrees in July and seventeen degrees in January. Extreme temperatures of 39.4° C and 8.9° C have been recorded. The pattern of rainfall is similar to Ibadan except that there are fewer rainy days, and the slightly higher temperatures are associated with lower humidities throughout the year (Table 1). The dry season is more extended than in the forest, and there are five months at Ilorin when there is less than 25 mm of rain compared with two months at Ibadan and none at Ikeja.

Microhabitat for rodents

Derived savanna has a much greater range of annual environmental variation than the forest. During the dry season, which last for 3–4 months, the soil is bare and exposed to intense solar radiation. Preformed water is scarce, there is little protective cover until the grasses grow, and food may be in short supply except where grasses and seeds are unburnt. In the wet season, green vegetation and insects are abundant, there is protective cover, and water is plentiful.

In February during the dry season, the mean monthly temperature near the ground is about 28.9° C with a range of thirty degrees, and in July during the wet season the mean monthly temperature is about 25.0° C with a range of fifteen degrees (figures derived from graph in Hopkins 1965a).

Savanna rodents are fossorial and crepuscular or nocturnal, so are not exposed to the extremes of temperature and relative humidity which occur above ground.

c. Southern guinea savanna and northern guinea savanna

Southern guinea savanna is continuous with derived savanna in the south, and northern guinea savanna in the north (Fig. 1). The physiogomy, burning cycle and

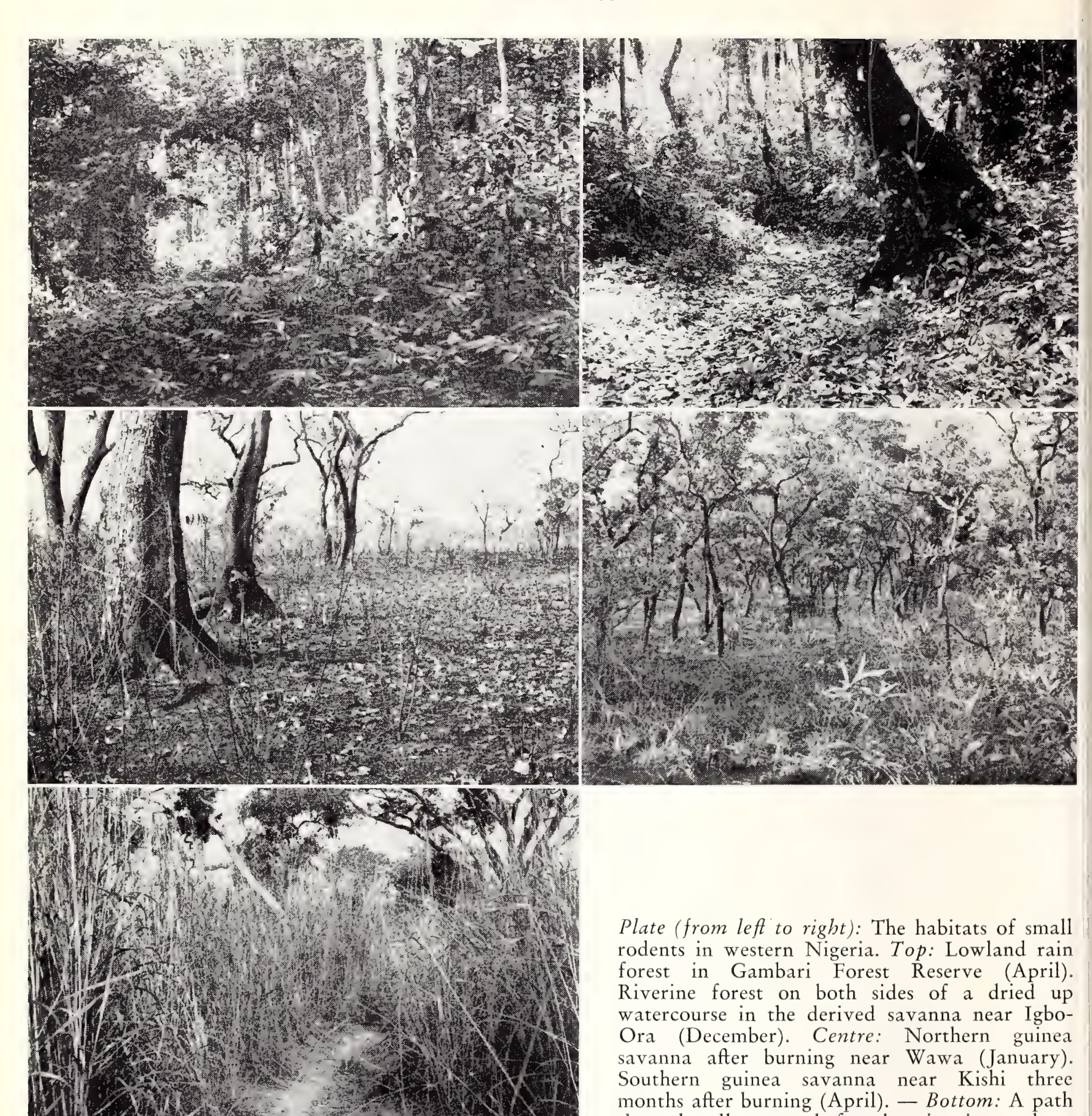


Plate (from left to right): The habitats of small rodents in western Nigeria. *Top:* Lowland rain forest in Gambari Forest Reserve (April). Riverine forest on both sides of a dried up watercourse in the derived savanna near Igbo-Ora (December). *Centre:* Northern guinea savanna after burning near Wawa (January). Southern guinea savanna near Kishi three months after burning (April). — *Bottom:* A path through tall grasses before burning in northern guinea savanna near Wawa (December)

regrowth are similar to that of derived savanna. The commonest tree species are *Lophira lanceolata, Daniellia oliveri, Afzelia africana* and *Terminalia glaucescens,* and the most numerous grasses belong to the genera *Andropogon, Hyparrhenia* and *Pennisetum.* There are occasional relic forests (or forest outliers) in river valleys; they are similar in composition to the drier lowland forest.

The transition from southern guinea savanna to northern guinea savanna is gradual, and the southern guinea trees are replaced by *Isoberlinia, Monotes* and *Uapaca.* The trees are lower and less dense than in the savannas described above, although dense groups of trees may occur in low lying areas. Grasses 5—10 ft

(1.5—3.0 m) tall grow in open areas in the wet season. Burning takes place at the end of the rains, and the subsequent sprouting from tussocks and suckers takes place more slowly than in southern guinea savanna. Consequently, northern guinea savanna has a barren dead appearance for a longer period of the year.

Climate

These two zones show greater fluctuations in temperature and have lower humiditis compared with the forest and derived savanna zones. At Mokwa in the southern guinea savanna, the mean monthly temperatures range from 25.5° C in July to 25.3° C in January, and the mean daily range of temperature is nine degrees in July and twenty degrees in January. At Yelwa in the northern guinea savanna, the mean monthly temperatures range from 26.1° C in July, to 25.3° C in January, and the mean daily range of temperature is eight degrees in July and twenty two degrees in January. Thus the temperature pattern during the wet season is similar to that of lower latitudes, but during the 4—5 month dry season the extremes and ranges of temperature are much greater.

The annual rainfall is about 1075 mm (Table 1, Fig. 2), about 200 mm lower than in the derived savanna. However, because of the fewer rainy days and because about 75 % of the rain falls in May to September, the climate is generally much drier and more arid than in the derived savanna. In October to April when there is little or no rain, the maximum daily temperatures are associated with very low humidities, eg. 15—32 % in November to April at Yelwa, and 21—43 % at Mokwa.

Microhabitat for rodents

The microhabitat is probably similar to that described for derived savanna, except that the longer dry season and the greater range of temperatures result in a more extreme environment. There is no precise information on the conditions expeby rodents in the northern half of the study area.

IV. Methods

Two types of traps, Havahart No O live traps and Museum Special snap traps, were used to catch the rodents. Fifteen traps of one type were set in a line at 15 yd intervals. Usually 90 or 105 traps in six or seven lines were set at a time, and all traps were left in the same positions for three consecutive nights (except at Sapoba, Egbe and Ejigbo). This procedure was used at practically all trapping localities so that comparisons could be made of population numbers and densities. The bait was a mixture of gari (cassava flour) and palm oil. The traps were not prebaited during the trapping programme.

Most of the specimens were prepared for taxonomic study (see Methods in Southern [1964] and Happold [1967]), and now comprise a reference collection at the University of Ibadan.

Trapping was carried out at 19 localities (Fig. 1, Table 2) and the details of each locality are given below. A summary of the total trapping is shown in Table 2.

1. Gambari Forest Reserve (7°09'N, 3°54'E) is near the edge of the high forest zone, approximately 20 km south of Ibadan. Parts of the forest have been selectively felled for many years. There is extensive leaf litter on the forest floor, and dense secondary tangles along paths and tracks. Dates: 18—20 Jan 1967.
2. Olokomeji Forest Reserve (7°26'N, 3°32'E) is on the boundary of the high forest and the derived savanna. The boundary is well defined. Trapping was 200 m inside the forest, on the forest-savanna boundary, and 200 m into the savanna. Dates: 7—9 Feb 1967.
3. Ilaro Forest Reserve (6°47'N, 3°02'E) is very similar to Gambari Forest Reserve except that the annual rainfall is higher. Dates: 14—16 Feb 1967.

Table 2

The numbers of trap nights, trapping success, and number of specimens obtained during 55 nights of trapping in Western Nigeria, 1967—1972

Locality	Number of nights	Trapnights	Number of rodents and shrews caught	% success
1. Gambari	3	306	51	12.6
2. Olokemeji	3	238	35	14.7
3. Ilaro	3	167	40	23.9
4. Oke-Iho	3	218	26	11.9
5. Oba Hills	3	234	25	10.7
6. Okomu	3	223	6	2.7
7. Sapoba	2	139	2	1.4
8. Shasha	3	233	14	6.0
9. Igangan	3	270	36	13.3
10. Akure	3	264	11	4.2
11. Igbo-Ora Idere Hill	3	256	80	31.2
12. Wawa	4	228	48	21.1
13. Igbetti	3	157	23	14.6
14. Kishi	3	125	30	24.0
15. Borgu	3	87	17	19.5
16. Kabba	3	165	15	9.1
17. Egbe	2	120	10	8.3
18. Omu-Aran	3	255	14	5.5
19. Ejigbo	2	101	5	4.9
Total	55	3786	474	12.5 (average)

Note: The number of traps which closed by themselves or were closed by heavy rain, has heen subtracted from the total number of traps set; e. g. at Shasha, 270 traps were set, 37 of these closed, and 14 of the remaining 233 traps each caught a rodent.

4. Oke-Iho (8°00'N, 3°12'E) is in the derived savanna. The grasses had been burnt and were sprouting from the tussocks, and the effects of old cultivation were evident. Rocky boulders and inselbergs are common in this district. Dates: 12—14 Mar 1967.
5. The Oba Hills (7°39'N, 4°06'E), 20 km south-east of Oyo, are an extensive group of rolling hills. Some parts have been cleared for local farming and for cocoa plantations. Trapping was confined to the forested regions. Dates: 3—5 Mar 1967.
6. Okomu Forest Reserve (6°23'N, 5°03'E) is part of a very extensive forested area which is selectively felled for timber. This area had the highest rainfall of any forest which was investigated in this study. Dates: 25—27 Mar 1971.
7. Sapoba Forest Reserve (6°05'N, 5°01'E) is very similar to Okomu Forest Reserve. Dates: 28—29 Mar 1971.
8. Shasha Forest Reserve (7°04'N, 4°21'E) is a high forest reserve which is being selectively felled, and some parts being cleared for teak plantations. Dates: 31 Mar — 2 Apr 1971.
9. Igangan Forest Reserve (7°41'N, 3°07'E) is similar to Olokomeji Forest Reserve but here there are forest relics completely surrounded by savanna. In the savanna, the grasses had been burnt and the regrowth was 12 inches (30 cm) high. The physiogomy of the forest appeared similar to that of other high forests. Dates: 20—22 Mar 1972.
10. Akure Forest Reserve (7°12'N, 5°02'E) is situated beside the Owena river. This forest contained only a few emergent trees because of extensive felling, and consequently the secondary growth and shrub layer was thicker than in other forests. Dates: 14—16 Dec 1969.
11. Igbo-Ora (7°27'N, 3°17'E) and Idere Hill (7°30'N, 3°13'E). There is extensive savanna at Igbo-Ora and also some riverine forests bordering the small (dried up) watercourses; these forests extend for about 13.5—27 m on either side of the watercourses. Idere Hill is one of many large inselbergs with some grass covered slopes, and a secondary tangle, with leaf litter, in sheltered parts of the hill. Dates: 27—29 Jan 1967.

12. Wawa (9°54'N, 4°25'E). Collections were made in two localities near to Wawa; one was in unburnt woodland savanna near the Wawa-Yelwa road where the grass was 2 m tall and the ground was covered with fallen leaves from the numerous savanna trees; the second was on an inselberg of laterite and rocks where the ground cover had been burnt. Dates: 18—21 Dec 1967.
13. Igbetti (8°42'N, 4°15'E) is an area of large rocky hills and savanna grasslands. Trapping was in burnt grass (partly modified by old farming), and along crevices on the inselbergs. Dates: 28—30 Mar 1968.
14. Kishi (9°15'N, 3°50'E). Trapping was in part of the Upper Ogun Game Reserve close to the Igbetti-Kishi road. The grass cover was sparse but the ground was well shaded by the numerous trees. Dates: 1—3 Apr 1968.
15. Borgu Game Reserve, close to the Oli River (9°52'N, 4°04'E). Much of the reserve was burnt with no regeneration of grasses. Trapping was in 1.5 m unburnt grass and the ground was covered by dead leaves. Dates: 19—21 Mar 1971.
16. Kabba (7°50'N, 6°05'E). Trapping was in the extensive grasslands growing on laterite soils, and in a riverine forest along a dried river course. The grasses were 1—1.3 m tall and had not been burnt. Dates: 10—12 Dec 1972.
17. Egbe (8°14'N, 5°31'E) was similar to Kabba except that no riverine forest was found. Grass fires passed through the savanna trapping area on the second day. Dates: 14—15 Dec 1972.
18. Omu-Aran (8°09'N, 5°06'E). Trapping was on a laterite hill with a sparse cover of 1—1.3 m grasses, and in a riverine forest beside a small perennial stream. Dates: 16—18 Dec 1972.
19. Ejigbo (7°54'N, 4°19'E) is an area similar to Egbe and Kabba. Trapping was in unburnt woodland savanna disturbed by local farming, and in a riverine forest. Dates: 19—20 Dec 1972.

Two other localities north of the Niger river, outside the present study area, will also be refered to in this paper. These are:

20. Zuma Rock, Abuja (9°08'N, 7°14'E), is a vast dome shaped inselberg with a patch of relic forest at the base of the southern side. Water from the rains appears to be held in a fold of the rocks at the base of the inselberg, with the result that the forest has many large trees and is similar in structure to rain forest 250 miles (400 km) to the south. Dates: 20—22 Jun 1969.
21. Zaria. Trapping was in the degraded and eroded savanna near the campus of Ahmadu Bello University (11°08'N, 7°38'E), and on Kuffena Rock (11°05'N, 7°38'E), a large rocky inselberg with grassy patches. Dates: 28—31 Dec 1966.

V. Trapping results

Fifteen species of rodents were found in the forest and savanna habitats (Table 3). Each genus is represented by only one species, and therefore each species will be referred to by its generic name.

Eight forest habitats were trapped; six of these were well away from any savanna, and two of them were forests on the forest-savanna boundary. Six species of small rodents were trapped in the forests of western Nigeria. Table 4 shows that *Praomys* was by far the most numerous species. The other species which were found only in forest were *Malacomys, Hybomys, Stochomys* and *Lophuromys*. *Malacomys* was usually found in the wettest and lowest parts of the forest. *Hybomys* and *Stochomys* were caught infrequently and little is known of their microhabitat in the forest. *Lophuromys* is an occasional immigrant into forest, and when it does occur it is found in grass patches and dense tangles where a break in the canopy allows more light to reach the ground, eg. along a track or where a tree has fallen. Trapping in other areas has shown that *Lophuromys* can be extremely abundant in perennially damp green grass close to swamps and rivers. *Mus* is principally a savanna species (see below) although it will sometimes move into grassy areas in forest in a similar way to *Lophuromys*. For both these species, forest tracks lined with grasses and low shrubs probably act as corridors along which the animals move into the forest regions.

Two species of arboreal murids occur in the southern Nigerian forests: *Hylomys-*

Table 3

The small rodents of Western Nigeria sampled during this study

Nomenclature from Rosevear (1969)

Species	Average adult weight	
	Male	Female
Cricetidae		
Tatera kempi Wroughton	105.2(6)[1]	97.0(7)
Taterillus gracilis Thomas	49.5(2)	46.7(4)
Muridae		
Mus (Leggada) musculoides Temminck	—	8.5
Lophuromys sikapusi (Desmarest)	67.7	60.2
Dasymys incomtus (Sundevall)	55.5(2)	—
Malacomys edwardsi Rochebrune	65.3(9)	55.4(5)
Lemniscomys striatus Linnaeus	42.8	41.9
Uranomys ruddi Dollman	37.3	29.9
Hybomys trivirgatus (Temminck)	—	63.0
Praomys tullbergi (Thomas)	38.0	34.9
Myomys daltoni (Thomas)	37.4(20)	31.4(20)
Mastomys natalensis (A. Smith)	66.0(4)	58.0(3)
Stochomys longicaudatus (Tullberg)	52.6	57.2
Hylomyscus stella (Thomas)	21.4	22.0
Gliridae		
Graphiurus murinus Desmarest	17.2	17.8

[1] The figures in brackets indicate sample size; where no sample size is given, the data is from Happold (1974).

Table 4

The forest rodents of Western Nigeria

	Gambari	Ilaro	Olokemeji	Igangan	Oba Hills	Shasha	Okomu	Sapoba	Total	%
Praomys	38	38	17	25	22	3	1	1	145	83 %
Lophuromys	4	0	1	0	0	0	0	0	5	3 %
Malacomys	5	1	0	0	0	0	5	0	11	6 %
Mus	1	0	0	0	2	7	0	0	10	6 %
Hybomys	1	0	0	0	1	0	0	0	2	1 %
Stochomys	0	1	0	0	0	0	0	0	1	< 1 %
Total rodents	49	40	18	25	25	10	6	1	174	

The numbers of each species are recorded for each of the eight localities, and the percentage occurrence is shown for each species within the forest.

cus stella is a forest and secondary tangle species and was occasionally caught on the ground during another study. *Thamnomys rutilans* also lives in dense tangles and has only been obtained in traps set above the ground. Because neither are typical ground-living forest species, their absence in the forest samples was expected.

Twelve savanna localities were investigated. Most of these were typical savanna but Olokomeji was close to the forest-savanna boundary. At other localities, the savanna was broken by narrow bands of riverine forest growing along the seasonal watercourses.

Table 5

The savanna rodents of Western Nigeria

	Igbo-Ora (Idere Hill)	Olokemeji	Oke-Iho	Igangan	Igbetti[1]	Kishi	Wawa[1]	Borgu	Kabba	Egbe	Omu-Aran	Total	%
Myomys	30	1	12	1	13 5	25	20 13	0	4	5	1	130	50 %
Mus	4	9	9	1	1 1	0	0	0	2	2	8	37	14 %
Mastomys	5	6	1	2	0	7	0	0	7	1	4	28	11 %
Lemniscomys	5	0	0	0	0	1	0 6	1	0	1	0	12	5 %
Uranomys	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	<1 %
Tatera	3	0	1	7	2 1	2	0 9	16	0	1	0	42	16 %
Taterillus	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	<1 %
Praomys	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	3 %
Graphiurus	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	<1 %
Total rodents	55	17	25	11	23	30	48	17	13	10	13	262	

Top figure — rocks; lower figure — grassland.

The numbers of each species are recorded for each of the eleven localities, and the percentage occurrence is shown for each species in the savanna

Nine species of small rodents were trapped in the savanna. Table 5 shows that *Myomys* was the most abundant species when all habitats in the derived, southern and northern guinea savannas were considered. *Tatera, Mus* and *Mastomys* were fairly common, but *Lemniscomys, Uranomys, Taterillus* and *Graphiurus* were rare. Nine specimens of *Praomys,* the common forest mouse, were found on Idere Hill; this was unusual and the presence of these individuals in grassland was probably due to the mosaic pattern of grass and secondary vegetation on the hillside. It appears that *Praomys* may occasionally move into grasslands from adjacent forest and secondary vegetation habitats.

Inselbergs in the savanna were sampled at Igbetti and Wawa. These inselbergs were composed of large boulders which formed many crevices and cracks. On both inselbergs, *Myomys* was the commonest species and the population density was higher than in the surrounding savanna. On two other inselbergs (not included in Table 5) at Oke-Iho and Zaria, *Myomys* was the only species. At Oke-Iho 10 individuals were caught in 15 trap nights (66 % success), and on Kuffena Rock near Zaria 18 individuals were caught in 46 trap nights (39 % success).

The three commonest savanna species represented 80 % of the 262 specimens. If these three species are considered alone, there appears to be a gradual replacement from north to south (Table 6). *Tatera* is the dominant small mammal in the northern guinea savanna, but it is replaced by *Myomys* in the southern and derived savannas, and by *Mus* near to the forest edge. Factorial analysis showed there is a significant

Table 6

The percentage occurrence of *Tatera, Myomys* and *Mus* in the grasslands of derived savanna, southern guinea savanna and northern guinea savanna

Locality	Latitude	Species			Number in sample
		Tatera	*Myomys*	*Mus*	
Borgu	09° 52'	100	0	0	16
Wawa	09° 54'	41	59	0	22
Kishi	09° 15'	7	93	0	27
Igbetti	08° 42'	14	71	14	7
Igbo-Ora	07° 27'	8	81	11	37
Oke-Iho	08° 00'	4	55	41	22
Olokemeji	07° 26'	0	10	90	10

difference (P = 0,01) between the species composition in the northern guinea savanna (Borgu, Wawa), southern and derived guinea savannas (Kishi, Igbetti, Oke-Iho, Igbo-Ora), and close to the forest edge (Olokomeji). The large number of *Tatera* at Igangan does not fit in with this trend, but the results there are based on a small sample.

Three other savannas were sampled to the east of the Borgu-Olokomeji transect. At Kabba and Egbe *Myomys* was a common species, and *Mastomys* was more numerous than at other places. *Mus* was the commonest species on the hard laterite soils at Omu-Aran. These results agree with the general ideas described above.

The results from the forest and the savanna show that, with a few minor exceptions, there is complete separation of the forest species in forest habitats, and savanna species in savanna habitats. In some localities, forest and savanna meet and the boundary between them is clearly marked. Two types of forest-savanna situations were sampled:

Table 7

The ecological separation of rodents at the boundary between forest and savanna

Species	Forest						Savanna					
	Olokemeji	Igangan	Igbo-Ora	Kabba	Omu-Aran	Total	Olokemeji	Igangan	Igbo-Ora	Kabba	Omu-Aran	Total
Praomys	17	25	18	3	3	66	1					1
Lophuromys	1		2	1		4						0
Mus			1		2	3	10	1	1	2	8	22
Mastomys						0	6	2	2	7	4	21
Myomys			2			2			1	4	1	6
Lemiscomys						0			2			2
Tatera						0		7	3			10
Total rodents	18	25	23	4	5	75	17	11	8	13	13	62

The numbers of individuals of each species caught in forest and in savanna are shown for five localities. Olokemeji and Igangan are at the edge of the forest zone, and Igbo-Ora, Kabba and Omu-Aran are riverine forests in the savanna zone. (See also results from Idere Hill, Table 4.)

a. Boundary forests where part of the continuous forest zone joined the derived savanna. Trapping was approximately 150—200 m on either side of the boundary.
b. Riverine forest which bordered small savanna streams. Trapping was in the riverine forest and in the savanna approximately 75—200 m away from the forest-savanna boundary.

The results for five localities are shown in Table 7. The distinction between forest and savanna species is clearcut. *Praomys* and *Lophuromys* are forest species (forest: savanna ratio is 66:1 and 4:0), *Mus* and *Myomys* are savanna species which can move into forest (3:22 and 2:6), and *Mastomys, Lemniscomys* and *Tatera* remain entirely in the savanna. These results, combined with those from the forest and savanna described earlier, suggest that even where movement from one major biome to another is possible, these species of rodents are very selective in their habitat requiements.

VI. Population numbers

The method of sampling used in this study enables population numbers to be estimated by HAYNE's (1940) method and ZIPPIN's (1956) method. HAYNE's method assumes that there is no immigration or emigration, and that the number of specimens caught decreases with each night of trapping (so that if trapping was continued for long enough all individuals in the trappable area would be caught). In this study, the numbers of rodents which were caught increased after the first night at some localities, and therefore the calculation of numbers was not possible.

Table 8

The estimated population numbers of rodents in forest and savanna habitats of Western Nigeria

Locality	Number of trap lines	Estimated area trapped (ha)	Estimated population numbers by Hayne's Method	
			in trap area	per ha
Forest				
Gambari	6	1.69	85	50
Ilaro	4	1.12	42	37
Oba Hills	6	1.69	33	20
Okomu	5	1.41	7	5
Sapoba	6	1.69	—	—
Shasha	6	1.69	15	9
Igangan	3	0.84	26	31
Savanna				
Oke-Iho	4	1.12	74	66
Igbetti	4	1.12	18	16
Kishi	4	1.12	32	29
Wawa Savanna	2	0.56	28	50
rocks	2	0.56	29	52
Borgu	2	0.56	26	46
Igbo-Ora	5	1.41	150	106
Igangan	3	0.84	15	18

The numbers are expressed as individuals in each trap area, and as individuals per hectare. Savanna: Average estimated rodents/ha = 47.8; S. D. = 29.3; S. E. = 10.3. Forest: Average estimated rodents/ha = 25.3; S. D. = 17.2; S. E. = 7.0

The area trapped at each locality was calculated by assuming that each trap is in the centre of the 'trappable area'. When set at 15 yd (13.5 m) intervals, each trap is in the centre of a square 13.5 m by 13.5 m (= 182.75 sq m), and therefore each line of traps covers a trappable area of 2741 sq m or 0.28 ha. Even if the estimation of the area is not exact, the relative population numbers can be compared because the same method was used at each locality. However, other sources of error may arise from the possibility that different species have different reactions to traps, and different degrees of mobility.

The estimated population numbers by HAYNE's method are shown in Table 8. The estimated numbers in the forests ranged from 50/ha at Gambari to 5/ha at Okomu, suggesting that the drier forests in the west have higher population numbers of small rodents than the wetter forests near the Niger delta. In the relic forest at Abuja, the estimated number was 45/ha. The population estimates in the savanna were generally higher than in the forest, especially at Igbo-Ora and Oke-Iho. However, at Zaria the population was only 11/ha.

A 't'-test showed that there is no significant difference between the means of the forest and savanna samples (P = 0.01 and 0.05), even though there is a considerable difference between the means of the estimated numbers of the two habitats. This is probably due to the large range of the estimated numbers, which is a reflection of the slightly different conditions in each of the forest habitats, and in each of the savanna habitats.

Estimates of population numbers by ZIPPIN's (1956) method were generally similar to those of HAYNE's method except for certain savanna habitats (Igbo-Ora, Kishi). The reason for these differences is not known.

VII. Shrews

Fourteen specimens of *Crocidura* were obtained during this study. *Crocidura poensis soricoides* was found at Gambari, Sapoba, Igbo-Ora and Kabba, *C. crossei* at Shasha, Oke-Iho, Kabba and Omu-Aran, and *C. foxi* at Oke-Iho. *Crocidura crossei* has also been found at Gambari during another trapping programme. In addition, one unidentified pregnant *Crocidura* weighing 2½ gm was obtained at Shasha. The distribution of these species shows that *C. poensis* and *C. crossei* can live in both the forest and derived savanna zones, but that *C. foxi* is found only in the derived savanna. The common commensal species, *C. manni*, was not recorded in any of these natural habitats.

VIII. Discussion

This study has concentrated on natural environments. Fifteen species of rodents were found and the relative numbers of each species were determined for each locality. Only five species of small murids and cricetids known to occur in western Nigeria were not encountered in this study. These were *Rattus rattus, Arvicanthis niloticus, Oenomys hypoxanthus, Hylomyscus stella* and *Thamnomys rutilans. Rattus rattus* is found in human habitations and *Arvicanthis niloticus* is a rare savanna species which is only found close to villages. *Oenomys hypoxanthus* has not been found at any time by me since collecting began in 1966 and it is presumed to be very rare. EVERARD (1966) found it at Ilora 40 km north of Ibadan, and ROSEVEAR (1969) notes that it lives in similar habitats to *Lophuromys. Thamnomys rutilans* and *Hylomuscus stella* are climbing species and are rarely caught on the ground. In addition there are two species of dormice, *Graphiurus hueti* and *G. crassicaudatus,* which have been found occasionally but not during this study.

The area of western Nigeria is so large and the sampling localities were so spread out that each sample had to be limited to three nights (see Methods). Since these small samples may give erroneous estimates of species numbers and abundance, the samples from Gambari and Olokomeji were compared with long-term samples from these habitats (Table 9). On the assumption that the percentage occurrence of each species during the long-term samples was a true indication of the species composition, the 3-day samples and the long-term samples were compared with a χ^2 test. There was no significant difference between the observed and excepted species composition of the 3-day samples at Gambari ($P = 0.01$), which indicates that the 3-day sample was fairly accurate. In contrast, there was a significant difference in the samples at Olokomeji, mainly due to the large number of *Mastomys* in the 3-day sample; this sample did not give a good indication of species composition. At Olokomeji, Anadu (1973) found that a 5-day sample was required to capture all specimens on a 1.5 ha grid. However, the 3-day samples recorded the species which, in the long-term samples, constributed 92 % of the population at Gambari and 96 % at Olokomeji.

Table 9

A comparison of short and long term sampling at Olokemeji and Gambari

Number in sample	Olokemeji Forest This study 17 7—9 Feb. 1967		Anadu (1973) 472 Feb.—Dec. 1971			Gambari Forest This study 49 18—20 Jan. 1967		Happold (in prep) 291 Nov. 1967—June 1969	
	n	%	n	%		n	%	n	%
Mus	9	53	272	58	*Praomys*	38	78	225	77
Mastomys	6	35	2	1	*Lophuromys*	4	8	6	2
Myomys	1	6	159	34	*Malacomys*	5	10	28	10
Graphiurus	1	6	2	1	*Mus*	1	2	4	1
Lemniscomys	0		17	4	*Hybomys*	1	2	3	1
Tatera	0		9	2	*Stochomys*	0		7	2
Steatomys	0		8	2	*Hylomyscus*	0		18	6
Dasymys	0		3	1					

The numbers of individuals and their percentage occurrence is recorded.

The trapping results show that there is a very clear ecological distinction between forest and savanna rodents even in localities where it would be possible for forest species to move into savanna, and vice-versa. Of the forest species, *Stochomys, Malacomys* and *Hybomys* are exclusively forest dwellers, but *Praomys* will live occasionally in savanna on the forest edge (Table 5). In the savanna, the species composition varied in different localities. Occasionally savanna species were found in forest habitats: *Mus* accounted for 6 % of the forest rodents (Table 4), and two individuals of *Myomys* were found in a savanna riverine forest (Table 7).

The habitats where the species of rodents were found are summarized in Table 10. Some species are found only in one or two habitats, and others live in many habitats although they may be more abundant in only one of these. The species found in five or more habitats tend to be savanna species; this may be because savanna habitats are fairly similar whereas forest habitats bear little ressemblance to each other.

Most forest rodents only occur south of the present boundary of the forest zone.

Table 10

The occurrence of small rodents in 10 habitats in Western Nigeria

Ecological tolerance	Species	Forest					Savanna				
		Lowland rain forest	Secondary tangles	Riverine forest in savanna	Damp grasslands	Farmland in forest	Derived savanna	Southern guinea savanna	Northern guinea savanna	Farmland in savanna	Inselbergs in savanna
Limited ecological tolerance; confined to one or two habitat types	*Malacomys*	+									
	Hybomys	+									
	Stochomys	+	?								
	Hylomyscus	+	(+)								
	Dasymys						+			+	
Moderate ecological tolerance; found in three or four habitat types	*Lophuromys*	+	+	+	(+)						
	Praomys	(+)	+	+		+					
	Graphiurus		+				+			+	
	Mastomys					+	+	+		(+)	
	Uranomys					(+)	+			+	
	Taterillus							+	+	(+)	
Wide ecological tolerance; found in five or more habitat types	*Myomys*			+			+	(+)	+	+	(+)
	Tatera						+	+	(+)	+	+
	Lemniscomys					+	+	+	+	+	
	Mus	+	+			+	(+)	+		+	+

When a species occurs in two or more habitats, brackets indicate the habitat(s) in which the species is most abundant.

However, there are some species which also occur in forests north of the boundary; these forests are relics of the past when the forest zone extended further north (Moreau 1963, 1969). Relic forests in the river valleys of the savanna (riverine forests) presumably join up with the forests in the south, and it is probable that forest species have travelled along the 'river routes'. However, some rodents occur in isolated forest relics, and there are two possibilities to account for this. 1. These rodents were distributed throughout the forest zone in the past and, like the vegetation, they remained in isolated 'pockets' when the forest zone retreated southwards. 2. They colonised the relic forests at a later date by 'hopping' across the intervening grasslands. It may be significant that *Praomys,* which has been found occasionally in grasslands, is the most abundant rodent in the isolated forest relics. Its ability to move out of the forest, and its fecundity (Happold, in prep.), are suitable characteristics for a species which inhabits its possible environment to a maximum extent.

The percentage occurrence of *Tatera, Myomys* and *Mus* in the savanna populations varied from north to south. *Tatera* is adapted for the northern guinea savanna where the period of rainfall and annual temperature is subject to greater fluctuations than in southern guinea and derived savanna. Under these conditions, *Myomys* occurs on inselbergs where it may form dense populations. As yet there is

no evidence why *Myomys* is less abundant in the grasslands than on inselbergs. A similar situation is found in semi-desert regions where *Acomys* occurs on inselbergs and *Gerbillus* and *Jaculus* occur in the surrounding sands (Happold 1969).

There has been a southward extension of the savanna species as the forests have been cleared for farming. At the present time, large areas of former forest are under cultivation, and the typical forest environment has been destroyed. In many ways the cultivated farmlands are similar to the savannas, so it is not surprising that *Mus, Mastomys, Lemniscomys* and *Tatera* have all been found in farmlands throughout the forest zone (Happold, unpubl.). *Myomys,* the commonest southern guinea savanna rodent, has not penetrated into the savanna-like habitats of the forest zone.

Farmlands in the savanna usually have a different rodent fauna to that of undisturbed savanna. For example, *Mastomys* is more numerous in farmlands than in natural savanna. *Taterillus* is a rare species in savanna and in this study is has been found only in farmland at Oke-Iho (Table 5), Wawa and Shagunu. A collection of 46 rodents from old farmland at Shagunu contained 21 *Tatera,* 11 *Taterillus,* 12 *Mastomys,* 1 *Lemniscomys* and 1 *Mus.* Similarly, *Uranomys* is a rare species in Nigerian savanna although it is locally abundant in some farmlands in the derived savanna near the edge of the forest zone (Happold 1974).

In many forest reserves, the indigenous forest is cut down for teak plantations. When the forest is felled, the forest conditions are replaced by conditions associated with the savanna, for example prolonged exposure to sunlight, drying and heating of the soil, and erosion by heavy rains. After one or two years, colonising herbs and climbers form a dense green cover over the soil which produces a situation which is neither forest nor savanna. Trapping in cleared areas in Gambari forest showed that *Lophuromys* was unable to live in exposed areas, but was abundant in moist dense secondary undercover (Table 11). *Praomys* occured in both habitats but was not as common as in the forest, and the three exclusive forest species were not found in any cleared areas. This suggests that the typical rodent fauna is unable to survive when the forests are cut down and are replaced by farmland or teak plantations. This is similar to the situation in Malaya where the felling of the forest also leads to the elimination of the forest rodents (Harrison 1968).

Table 11

The numbers of rodents in high forest and in cleared areas at Gambari

Each sample is from three nights of trapping

	Forest (from Table 3) Jan. 1967	1968 Clearing[1] Jan. 1971	1969 Clearing[2] Jan. 1971
Species			
Praomys	38	3	4
Lophuromys	4	11	0
Mus	1	0	1
Hybomys	1	0	0
Malacomys	5	0	0
Totals	49	14	5

[1] Two years after clearing: covered with dense herbs and climbers forming a tangle up to 3 ft. in height. Soil moist. — [2] One year after clearing: mostly bare soil with a few herbs and cultivated crops (maize, peppers, small teak trees). Soil dry except after rains.

The population numbers of rodents/ha in West Africa can be compared with densites in other localities in Africa. A comparison with population numbers in savanna habitats in the Congo (Zaire) and Uganda show that densities in the Nigerian savannas are comparatively low. For example, Dieterlein (1967) found

densities of 236—361 rodents/ha in the Congo, and MISONNE (1963) recorded 61 rodents/ha in savanna more than 200 m from villages in Uganda. DELANY and KANSERIIMUBANGA (1970) recorded 160 rodents/ha in savanna farmland in Uganda. The estimated population densities in Western Nigeria ranged from 16—106 rodents/ha, with the majority of localities less than 50 rodents/ha. There was no gradual reduction in density with increasing aridity except that much further north, at Zaria, the density was 11 rodents/ha. Within the derived savanna and guinea savanna the variations in density are probably a result of differing grassland types, the past and present patterns of burning and the consequent vegetation cover, and the characteristics of the rodent species at each locality. Most of the savanna trapping was during December to March after the annual burning and when the grasses were beginning to shoot. Therefore differences due to differing habitat conditions were minimal.

The only other example of rodent population numbers in West Africa is at Lamto in the Ivory Coast where numbers during the year varied from 0—12 animals/ha in burnt savanna and from 8—22 animals/ha in unburnt savanna (BELLIER 1967). These estimated population numbers are also lower than those from eastern Africa.

Two studies have shown that the numbers of rodents in the forest at Gambari (HAPPOLD, in prep.) and in the savanna at Olokomeji (ANADU 1973) undergo regular annual fluctuations, and that the population density at certain times of the wet season is two or three times that in the dry season. It is likely that similar fluctuations occur in the other habitats compared in this study. However, variations arising from this were probably minimised by trapping each habitat at the same time of the year, during the dry season.

In most of the forests investigated in this study, one rodent *(Praomys)* was conspicuously more abundant than the other sympatric species. Dominance of one species was also observed at Mayanga Forest in Uganda where *Lophuromys flavopunctatus* (51 %) outnumbered *Praomys morio* (28 %) and other species (21 %) (DELANY 1971). This particular situation was probably due to the felling of trees 3—6 years previously and the consequent abundance of undergrowth in the forest. Two primary forests in Malaya showed different patterns of dominance (HARRISON 1969). In one forest, two of the eight sympatric species of *Rattus* formed 63 % of the population (n = 70), and in the second forest a different species of *Rattus* alone formed 61 % of the population (n = 41). Similarly, a population study in the tropical forests of Panama (FLEMING 1971) showed that throughout the year there were twice as many *Liomys* as there were *Proechimys* or *Oryzomys*. However, there is no other data for tropical rodent faunas, and it is premature to assume dominance of one species as a characteristic of rodent faunas in tropical forests as it is in temperate forests.

Acknowledgements

I am very grateful to The University of Ibadan for financial support for this research, and to Mr. S. SULE for technical assistance in the field. My thanks are also due to Dr. J. MEESTER, University of Natal, for the identification of the shrews, Mr. G. JACKSON, University of Ibadan, for his comments on the botanical aspects of this paper, The Nigerian Meteorological Service for details on the climate of western Nigeria, and my wife for her helpful criticism of the manuscript.

Summary

1. Western Nigeria is the area bounded by the river Niger on the east and north, the Dahomey border on the west, and the Gulf of Guinea coastline on the south. In this area, there are four main vegetation zones; these are lowland forest, derived savanna, southern guinea savanna, and northern guinea savanna. Each zone is characterised by its own type of vegetation (much of it modified by human activities) and climate.

2. The climate of western Nigeria is tropical. The annual rainfall varies from up to 2790 mm in the south to 1069 mm in the north. The length of the rainy season decreases from south to north. In the south, the mean monthly temperatures range from 24.2° C in July to 26.4° C in January, with a mean daily range of 7 degrees in July and 10 degrees in January. In the north, the mean monthly temperatures range from 26.1° C in July to 25.3° C in January, with a mean daily range of 8 degrees in July and 22 degrees in January. The microhabitats for rodents in lowland forest and derived savanna are described.
3. 474 small rodents and shrews were caught in 3786 trap nights at 19 localities from 1967 to 1972.
4. Six species of forest rodents were obtained; these were *Praomys tullbergi* (83 %), *Malacomys edwardsi* (6 %), *Mus musculoides* (6 %), *Lophuromys sikapusi* (3 %), *Hybomys trivirgatus* (1 %) and *Stochomys longicaudatus* (< 1 %). In the savanna, eight species were found; these were *Myomys daltoni* (50 %), *Tatera kempi* (16 %), *Mus musculoides* (14 %), *Mastomys natalensis* (11 %), *Lemniscomys striatus* (5 %), *Uranomys ruddi* (< 1 %), *Taterillus gracilis* (< 1 %) and *Graphiurus crassicaudatus* (< 1 %). In one savanna locality, the forest *Praomys tullbergi* (3 %) was found. *Tatera* was the commonest species in northern guinea savanna, *Myomys* in southern guinea savanna, and *Mus* in derived savanna.
5. Some species of forest rodents occur in forests north of the forest-savanna boundary. The distribution of these rodents is discussed, and two possibilities are suggested to account for their present distribution.
6. Trapping at the boundary between forest and savanna, and in riverine forests and relic forests in the savanna, showed that there is practically no overlap between forest and savanna species.
7. Most species of lowland forest rodents are unable to survive when forests are cut down and replaced by secondary growth, farmland, and plantations. Similarly, the species composition in savanna farmlands is different to that in undisturbed savanna.
8. Estimated population numbers varied from 5—50 small rodents/ha in the forest, and from 16—106 small rodents/ha in the savanna. The population estimates were generally less than 45 rodents/ha in the forest and less than 52 rodents/ha in the savanna. These estimates are higher than those from the Ivory Coast, and lower than those from eastern Africa.

Zusammenfassung

Der Einfluß von Klima und Vegetation auf die Verteilung kleiner Nager in Westnigeria

1. Das Gebiet von Westnigeria wird im Norden und Osten vom Niger begrenzt, im Westen von der dahoméischen Grenze und im Süden von der Küstenlinie des Golfes von Guinea. Dieses Gebiet hat vier Vegetationsszonen, eine tiefgelegene Waldzone, der sich nach Norden die sogenannte Rodungssavanne, die südliche und die nördliche Guineasavanne anschließen. Jede dieser Zonen ist durch ein eigenes Klima und durch eine besondere (oft aufgrund menschlicher Einwirkung veränderte) Vegetation gekennzeichnet.
2. Westnigeria hat ein tropisches Klima. Die jährliche Niederschlagsmenge schwankt zwischen 2790 mm im Süden und 1069 mm im Norden. Die Dauer der Regenzeit nimmt von Süden nach Norden ab. Mittlere monatliche Temperaturschwankungen im Süden reichen von 24,2° C im Juli bis 26,4° C im Januar, mit einer mittleren Tagesschwankung von 7 Grad im Juli und von 10 Grad im Januar. Die mittleren monatlichen Temperaturschwankungen im Norden reichen von 26,1° C im Juli bis 25,3° C im Januar, mit mittleren Tagesschwankungen von 8 Grad im Juli und 22 Grad im Januar. Das Mikrohabitat von Nagern in der Tieflandwaldzone und in der Rodungssavanne wird beschrieben
3. 474 kleine Nager und Spitzmäuse wurden zwischen 1967 und 1972 in 3786 nächtlichen Fangversuchen an 19 verschiedenen Stellen gefangen.
4. Sechs Species von Waldnagern wurden gefunden, *Praomys tullbergi* (83 %), *Malacomys edwardsi* (6 %), *Mus musculoides* (6 %), *Lophuromys sikapusi* (3 %), *Hybomys trivirgatus* (1 %), *Stochomys longicaudatus* (< 1 %), während in der Savanne acht Spezies gefunden *wurden, Myomys daltoni* (50 %), *Tatera kempi* (16 %), *Mus musculoides* (14 %), *Mastomys natalensis* (11 %), *Lemniscomys striatus* (5 %), *Uranomys ruddi* (< 1 %), *Taterillus gracilis* (< 1 %) und *Graphiurus crassicaudatus* (< 1 %). An einer Fangstelle in der Savanne wurde *Pramoys tullbergi* (3 %) gefunden. *Tatera* war in der nördlichen Guineasavanne am häufigsten, *Myomys* in der südlichen Guineasavanne und *Mus* in der Rodungssavanne. und *Mus* in der Rodungssavanne.
5. Einige Spezies von Waldnagern kommen in Waldgebieten nördlich der Wald-Savanne-Grenze vor. Die Art und die Gründe ihrer Verteilung werden diskutiert.
6. Fangversuche im Grenzbereich zwischen Wald und Savanne sowie an bewaldeten Fluß-

ufern und alten Waldgebieten in der Savanne zeigten, daß von einem Überlappen von Wald- und Savannenspezies praktisch nicht gesprochen werden kann.

7. Die meisten Spezies der Tiefland-Waldzone können nicht überleben, wenn der Wald abgeholzt wird und Sekundärwuchs und Felder an seine Stelle treten. Entsprechend ist in der Savanne die Zusammensetzung nach Arten in Gebieten mit Feldbau von der in unberührter Savanne unterschieden.
8. Die geschätzte Größe der Populationen schwankte zwischen 5 und 50 kleinen Nagern/ha in der Waldzone und zwischen 16 und 106 kleinen Nagern/ha in der Savanne. Die geschätzte Populationsdichte betrug allgemein in der Waldzone weniger als 45 Nager/ha und in der Savanne weniger als 52 Nager/ha. Diese Schätzungen liegen höher als die von der Elfenbeinküste und niedriger als Schätzungen aus Ostafrika.

References

Anadu, P. A. (1973): The ecology and breeding biology of small rodents in the derived savanna of south-western Nigeria. Ph. D. thesis, University of Ibadan.

Bellier, L. (1967): Recherche ecologiques dans la savane de Lamto (Cote d'Ivoire): densites et biomasses de petits mammiferes. Terre Vie **3**, 319—329.

Delany, M. J. (1971): The biology of small rodents in Mayanga Forest, Uganda. J. Zool., Lond., **165**, 85—129.

Delany, M. J.; Kanseriimuhanga, W. D. (1970): Observations on the ecology of rodents from a small arable plot near Kampala, Uganda. Rev. zool. bot. Afr. **81**, 417—425.

Dieterlen, F. (1967): Ökologische Populationsstudien an Muriden des Kivugebietes (Congo). Teil I. Zool. Jb. Syst. **94**, 369—426.

Everard, C. O. R. (1966): Report on some aspects of rodent damage to maize in the western Region of Nigeria. Min. Agric. Nat. Res., West. Nigeria.

Fleming, T. H. (1971): Population ecology of three species of Neotropical rodents. Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich. **143**, 1—77.

Happold, D. C. D. (1965): Biology of the jerboa, *Jaculus jaculus butleri* (Rodentia, Dipodidae), in the Sudan. J. Zool., Lond., **151**, 257—275.

— (1969): The mammalian fauna of some jebels in the northern Sudan. J. Zool., Lond., **157**, 133—145.

— (1974): The small rodents of the forest-savanna-farmland association near Ibadan, Nigeria, with observations ore reproduction biology. Rev. zool. bot. Afr. **88**, 814—836.

Harrison, J. L. (1968): The effect of forest clearance on small mammals. I. U. C. N. Publ. **10**, 153—156.

— (1969): The abundance and population density of mammals in the Malayan lowland forest. Malay. Nat. J. **22**, 174—178.

Hayne, D. W. (1949): Two methods for estimating populations from trapping records. J. Mammal. **30**, 399—411.

Hopkins, B. (1962): Vegetation of the Olokomeji Forest Reserve, Nigeria. I. General features of the reserve and research sites. J. Ecol. **50**, 559—598.

— (1965a): Vegetation of the Olokomeji Reserve, Nigeria. III. The microclimate with special reference to their seasonal changes. J. Ecol. **53**, 125—138.

— (1965b): Forest and Savanna. London: Heinemann.

Iloeje, N. P. (1965): A new geography of Nigeria. Harlow: Longman.

Jackson, G. (in press): The vegetation of Ibadan. In: Ibadan Region — a geographical appraisal. Oguntoyinbo, J. S. (Ed.) Pergamon Press.

Keay, R. W. J. (1959): An outline of Nigerian vegetation. Lagos: Govt. Printer.

Misonne, X. (1963): Les rongeurs du Ruwenzori et des regions voisines. Explor. Parc natn. Albert, 2° Ser. **14**, 1—164.

Moreau, R. E. (1963): The vicissitudes of the African biomes in the late Pleistocene. Proc. zool. Soc. Lond. **141**, 395—421.

Moreau, R. E. (1969): Climatic changes and distribution of forest vertebrates in West Africa. J. Zool., Lond., **158**, 39—61.

Rosevear, D. R. (1953): Checklist and atlas of Nigerian mammals. Lagos: Govt. Printer.

— (1969): The rodents of West Africa. Brit. Mus. (Nat. Hist.).

Southern, H. N. (1964): The Handbook of British Mammals. Oxford: Blackwells.

Udo, R. K. (1970): Geographical Regions of Nigeria. Heinemann.

Zippin, C. (1956): An evaluation of the removal method of estimating animal populations. Biometrics 12, 163—189.

Author's address: Dr. D. C. D. Happold, Department of Zoology, University of Ibadan, Nigeria

Über die postnatale Hirnentwicklung bei *Procyon cancrivorus cancrivorus* (Procyonidae; Mammalia)[1]

Von D. Kruska

Aus dem Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule Hannover (Direktor: Prof. Dr. M. Röhrs)

Eingang des Ms. 8. 11. 1974

Einleitung

Ontogenetische Untersuchungen an den Gehirnen von Säugetieren sind aus mehreren Gründen erforderlich. In erster Linie sind genauere Kenntnisse bei möglichst vielen Arten erstrebenswert, da auf diese Weise Prinzipien ontogenetischer Abläufe deutlich werden. Vergleiche mit Vorstellungen über den Ablauf phylogenetischer Hirnentfaltung werden dadurch ermöglicht, so daß Gemeinsamkeiten und Gegensätzlichkeiten von individueller und stammesgeschichtlicher Entwicklung sicher bewertet werden können. Dieses führt letztlich zum besseren Verständnis evolutiver Vorgänge. Die vorliegende Studie soll dazu einen Beitrag liefern, indem die postnatale Hirnentwicklung von Krabbenwaschbären aus Surinam, die wir der Unterart *Procyon cancrivorus cancrivorus* zurechnen (Löhmer 1975 a), aufgezeigt wird.

Studien zur Ontogenese des Gehirns sind aber auch unter funktionellen Aspekten interessant. Das Zentralnervensystem ist als das morphologische Substrat für die vielfältigen Lebensäußerungen der Tiere verantwortlich. Es können deshalb grundsätzlich Ergebnisse der Verhaltensforschung mit Resultaten der Hirnforschung verglichen werden. Das betrifft ganz besonders solche Leistungen des Gehirns, die sowohl mit Methoden der Verhaltensforschung als auch mit Methoden der Hirnforschung erfaßbar sind. In der Regel sind das die Leistungen der Sinnesorgane und der damit korrelierten sinnesabhängigen Hirnzentren. Die postnatale Entwicklung des Verhaltens von Krabbenwaschbären ist von Löhmer (1975 b) beschrieben worden. Ein weiteres Anliegen der vorliegenden Studie soll daher der Versuch sein, postnatale Hirnentwicklung mit postnataler Verhaltensentwicklung zu parallelisieren.

Krabbenwaschbären erscheinen für solche Untersuchungen besonders geeignet. Sie werden genau wie die nordamerikanischen Waschbären und andere Carnivoren zu der Gruppe der Nesthocker gezählt, da ihre Jungen in einem relativ unfertigen Zustand geboren werden. Gerade bei Nesthockern ist gegenüber Nestflüchtern die postnatale Entwicklung länger und deshalb besser einzusehen und zu beurteilen (Martin 1962; Kretschmann 1966, 1968). Weiterhin sind Untersuchungen zur postnatalen Hirnentwicklung bisher vorwiegend an Vertretern der Rodentia durchgeführt, die relativ gering cerebralisiert sind. Procyoniden haben denselben Grad der Cerebralisation erreicht wie die Ursidae (Weidemann 1975). Sie sind demnach zu den höher cerebralisierten Säugetieren zu zählen. Von solchen liegen vergleichbare Untersuchungen nur an Wölfen und Hunden vor (Herre und Stephan 1955; Schleifenbaum 1973).

[1] Vortrag auf der 48. Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde am **25. 9. 1974 in Antwerpen.**

Z. Säugetierkunde 40 (1975) 243—256

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Material und Methode

Seit 1969 konnten 55 Gehirne von Krabbenwaschbären unterschiedlichen Geschlechts und verschiedener postnataler Entwicklungsstadien zusammengestellt werden. Daten über Alter, Körpergewichte und Hirngewichte sind der Tabelle zu entnehmen.

Die postnatale Ontogenese des Gehirns kann qualitativ oder quantitativ gekennzeichnet werden. Eine qualitative Hirnontogenese erfaßt die fortlaufenden Differenzierungen der Hirnstrukturen. Aus deren Reifegrad wird dann auf Funktionstüchtigkeit geschlossen. Dieser Weg ist langwierig, da Schnittserien von Gehirnen kontinuierlicher Entwicklungsreihen angefertigt werden müssen. Bei dem vorliegenden Material sind solche zur Zeit noch in Arbeit. Es soll deshalb hier in einer ersten Orientierung der quantitative Weg eingeschlagen werden. Dabei gilt die Größe des Gehirns als Indikator für dessen funktionale Kapazität. Es wird davon ausgegangen, daß größere Hirne auch mehr zu leisten vermögen als kleinere. Die Hirngröße wird jedoch von mehreren Faktoren beeinflußt und kann deshalb allein keine geeignete Bezugsgrundlage sein. Die allometrischen Beziehungen zwischen Hirngröße und Alter und zwischen Hirngröße und Körpergröße werden daher am vorliegenden Material analysiert.

Weiterhin werden Gehirne verschiedener Entwicklungsstadien gegenübergestellt und vergleichend diskutiert. Auf diese Weise sind Aussagen zur postnatalen Morphogenese von Krabbenwaschbärgehirnen möglich.

Ergebnisse

In der Größe der Gehirne von Säugetieren und in ihrer Proportionierung schlagen sich ganz allgemein Körpergröße, Alter und Cerebralisationsgrad nieder (Starck 1962, 1965). Durch Anwendung der allometrischen Methode werden diese Faktoren berücksichtigt (Frick 1961, 1965; Kruska 1970a, 1973; Rempe 1962; Röhrs 1959, 1961). Es muß jedoch folgendes hervorgehoben werden:

Hirngrößenvergleiche mit phylogenetischer Fragestellung müssen die Faktoren Körpergröße und Cerebralisationshöhe beachten. Durch den Vergleich nur adulter Individuen ist das Alter als hirngrößenbestimmender Faktor eliminiert.

Demgegenüber können Hirngrößenvergleiche mit ontogenetischer Fragestellung die Cerebralisationshöhe weitgehend unberücksichtigt lassen. Es ist bekannt, daß Individuen gleichalter Entwicklungsstadien (Geschwister) erheblich unterschiedliche Hirn- und Körpergewichte haben können. Individuen mit ähnlichen Hirn- und Körpergewichten können wiederum unterschiedlich alt sein. Der Einfluß von Alter und Körpergröße auf die Hirngröße ist deshalb zu beachten.

1. Beziehungen zwischen Hirngröße und Alter während der postnatalen Hirnentwicklung

Werden zunächst die Hirngewichte in einem doppelt logarithmischen Koordinatensystem gegen das Alter der Tiere abgetragen, so ergibt sich Abb. 1. Der normale S-förmige Verlauf der Wachstumskurve ist hier durch drei Linien gekennzeichnet, um die Zeitpunkte des „Umbruchs“ deutlicher hervorzuheben. Die vier 1 Tag alten Waschbären haben im Durchschnitt ein Hirngewicht von 3,0 g. Aus Abb. 1 geht hervor, daß zunächst — kurz nach der Geburt — nur eine geringe Hirngrößenzunahme erfolgt. Etwa ab dem 4. postnatalen Tag zeigt sich jedoch ein starker Wachstumsschub, der etwa um den 70. Tag herum beendet ist. Vom 70. Tag an ist für das Gesamthirn keine weitere Gewichtszunahme mehr festzustellen. Im Durchschnitt ist es dann 42,10 g schwer.

Im Vergleich hierzu sind die Ergebnisse von Löhmer (1975b) interessant. Seinen Verhaltensbeobachtungen zufolge nehmen die Krabbenwaschbären etwa zu diesem Zeitpunkt ein eigenständiges Leben innerhalb der Gruppe auf. Unter anderem verlassen sie die Hütte und gehen selbständig auf Nahrungssuche.

Tabelle

Daten über die untersuchten Krabbenwaschbären

Name	Nr.	Geschlecht	Alter	KG	HG
	1770/P	♀	1	35	2,40
	1771/P	♀	1	51	2,56
	243/69	♀	1	53	3,50
	242/69	♀	1	72	3,50
	1362/P	♂	2	88	3,68
	1363/P	♀	5	95	4,36
	1781/P	♀	7	106	4,70
	1782/P	♀	7	130	5,70
	1749/P	♂	8	126	4,86
	1366/P	♂	11	204	7,50
	1753/P	♂	13	171	6,88
	1754/P	♂	14	143	5,98
	1365/P	♀	15	234	9,44
	1775/P	♂	17	279	10,49
	1396/P	♀	20	247	10,84
	1462/P	♂	20	391	14,25
	1378/P	♂	21	384	14,82
	1756/P	♀	22	322	12,14
	1703/P	♀	24	319	15,80
	1382/P	♀	25	406	16,49
	1783/P	♂	28	466	16,90
	1784/P	♂	28	506	18,19
	1387/P	♂	30	545	20,67
	1414/P	♂	40	617	26,36
	1785/P	♀	41	742	23,56
	1718/P	♂	49	816	28,90
	1528/P	♂	54	937	33,42
	1793/P	♀	55	946	26,92
	1717/P	♂	57	818	25,32
	278/69	♀	60	954	26,00
	1723/P	♀	65	1114	28,25
	1794/P	♂	67	972	33,03
	1748/P	♂	70	1767	36,51
	1755/P	♂	83	1824	39,77
	1821/P	♀	132	1938	38,46
	1823/P	♂	141	2234	41,68
	1836/P	♂	152	2318	39,71
Erna	523/70	♀	169	1353	35,94
	465/70	♀	215	1612	36,55
Frieda	1342/P	♀	333	2830	40,62
Friedrich	1340/P	♂	333	3652	45,96
Felicitas	1343/P	♀	334	3276	46,28
Felix	1344/P	♂	334	3380	44,84
Cassius	249/69	♂	336	3515	48,00
Ferdinand	1354/P	♂	342	3756	46,20
Frauke	1355/P	♀	343	3098	42,59
Frank	1356/P	♂	343	4040	48,64
Caesar	260/69	♂	417	3887	46,00
Cecilie	425/69	♀	506	3162	41,67
	1844/P	♂	780	2109	35,99
Berta	428/69	♀	840	3999	43,17
Anton	263/69	♂	1440	5980	47,49
Claudia	1820/P	♀	—	2733	44,56
Anna	2052/P	♀	3240	2294	42,30
Axel	2056/P	♂	3240	4815	47,11

Alter = postnatale Tage; KG = Körpergewicht in g; HG = Hirngewicht in g

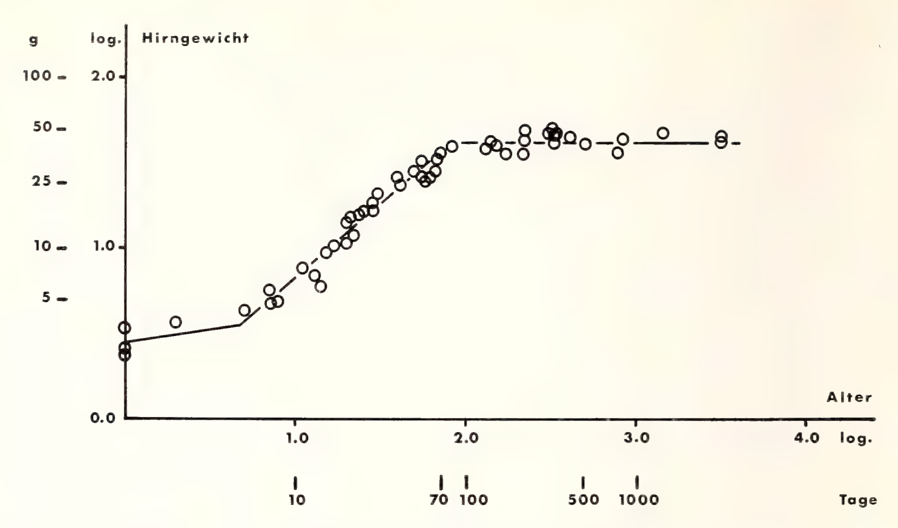


Abb. 1. Hirngewichte von *Procyon cancrivorus cancrivorus* während der postnatalen Ontogenese in Abhängigkeit vom Alter

Als ein wesentliches Kriterium zur Beurteilung des Ontogenesemodus wird von Portmann (1952, 1957, 1962) und Mangold-Wirz (Mangold-Wirz 1966; Wirz 1950, 1954) der sogenannte Vermehrungsfaktor des Gehirns herangezogen. Er ergibt sich aus dem charakteristischen Hirnendgewicht einer Art während der Ontogenese, dividiert durch das Hirngewicht bei der Geburt. Säugetiere, deren Vermehrungsfaktor kleiner ist als 5, sind Nestflüchter, solche, deren Vermehrungszahl größer ist, werden zu den Nesthockern gezählt. Für die hier untersuchten Krabbenwaschbären ergibt sich ein Vermehrungsfaktor von 14. Dieser Wert ist höher als von Mangold-Wirz (1966) für den nächsten Verwandten *Procyon lotor* (9,6) angegeben. In der Skala von Mangold-Wirz (1966) würde *Procyon cancrivorus cancrivorus* an 2. Stelle hinter den extremsten Nesthockern, den Ursiden, einzuordnen sein. Diese haben Vermehrungsfaktoren zwischen 40 und 60. Innerhalb der Carnivoren werden von den Krabbenwaschbären auch die Werte für die angegebenen Caniden und Feliden überboten. Allerdings ist nach Daten von Schleifenbaum (1973) für Wölfe ein Vermehrungsfaktor von 13 zu errechnen. Dieser ist dem von *Procyon cancrivorus cancrivorus* praktisch gleich. Pudel haben hingegen eine Maßzahl von nur 9,5. Es bleibt jedoch zweifelhaft, ob der Vermehrungsfaktor für domestizierte Tiere brauchbar ist. Berechnungen nach Daten von Volkmer (1965) ergeben für Königspudel einen Vermehrungsfaktor von 7. Zwergpudel haben demgegenüber einen doppelt so hohen Index von 14,5.

2. Beziehungen zwischen Hirngröße und Körpergröße während der postnatalen Hirnentwicklung

In Abb. 2 sind die Hirngewichte in einem doppelt logarithmischen System gegen die Körpergewichte abgetragen. Daraus ist ersichtlich, daß diese Beziehungen nicht durch einfache Allometrien zu kennzeichnen sind (vgl. Bauchot und Guerstein 1970; Frahm 1973; Kretschmann und Wingert 1971; Röhrs 1959; Schleifenbaum 1973; u. a.). Es ergeben sich vielmehr 2 Allometriegeraden, die in einem Knick ineinander übergehen. Dieser Knick charakterisiert den Umbruch in der Abhängigkeit beider Größen voneinander. Allometrische Berechnungen ergeben für die 1. Gerade einen

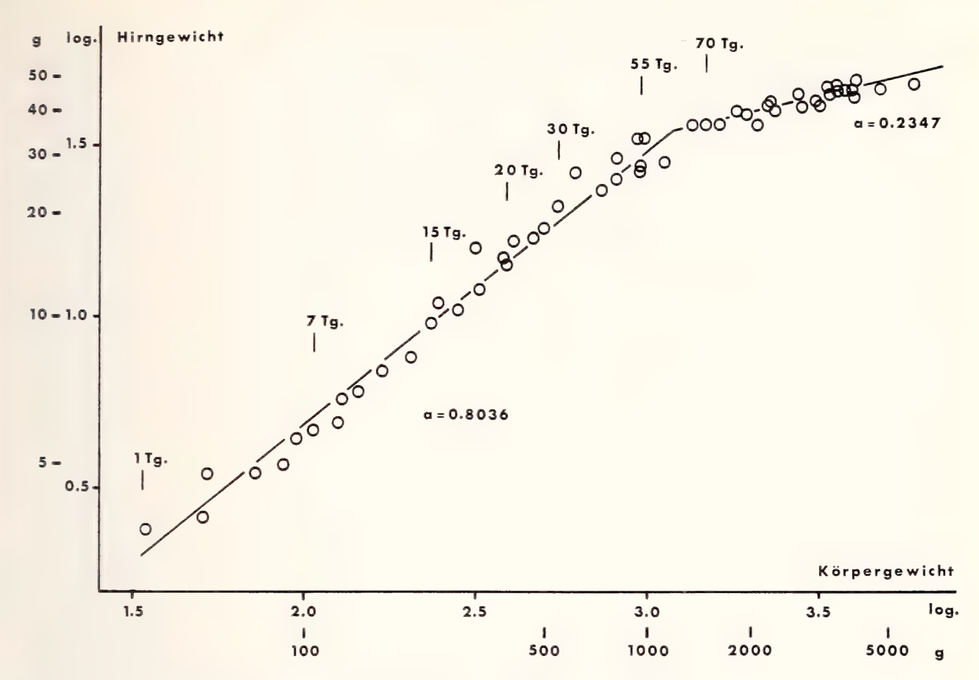


Abb. 2. Beziehungen zwischen Hirngewicht und Körpergewicht während der postnatalen Ontogenese von *Procyon cancrivorus cancrivorus*

Anstieg von a = 0,80, während die 2. Gerade durch einen kleineren Wert von a = 0,23 gekennzeichnet ist. Etwa gleichgroße Werte von a = 0,85 und a = 0,22 werden von Schleifenbaum (1973) für Wölfe und Pudel berechnet. Bei Krabbenwaschbären mit einem Körpergewicht von ca. 1200 g geht die 1. relativ steile ontogenetische Allometriegerade in eine 2. flachere Gerade über. Diese erinnert in ihrem Anstieg an die normalen intraspezifischen Beziehungen zwischen adulten kleinwüchsigen und großwüchsigen Vertretern einer Art.

In diesem Zusammenhang muß auf eine Problematik bei der Betrachtung ontogenetischer Allometrien hingewiesen werden, die seit den Untersuchungen von Röhrs (1959) kaum Beachtung fand. Eine Interpretation der Abb. 2 als eine reine Wachstumsallometrie führt zweifellos zu folgender Aussage: Während der Ontogenese findet nach einer anfänglich starken Größenzunahme des Gehirns gegenüber dem Körpergewicht im Bereich des Knicks eine Retardation des Hirnwachstums statt, während im weiteren das Körpergewicht gegenüber dem Hirngewicht in stärkerem Maße zunimmt. Durch den geringen a-Wert von 0,23 wird aber immer noch eine weitere Hirngrößenzunahme angedeutet. Diese würde der Abb. 2 zufolge bei Krabbenwaschbären bis zu einem Körpergewicht von 5 bis 6 kg andauern. Die Tiere sind aber dann zwischen 3 und 9 Jahre alt, und es ergibt sich ein direkter Widerspruch zu Abb. 1. Hier wurde eine Hirngrößenzunahme nach etwa dem 70. postnatalen Tag nicht mehr festgestellt. Auch von den anderen Säugetieren ist bekannt, daß die endgültige Hirngröße relativ früh fixiert ist (Bauchot und Guerstein 1970; Kretschmann und Wingert 1971). Es gilt also diesen Widerspruch zu klären.

In der vorliegenden Studie sind bei Krabbenwaschbären unterschiedliche Entwicklungsstadien verschiedener Individuen erfaßt, welche sicherlich auch unterschiedliche Körperendgrößen erreicht hätten. Postnatale ontogenetische Beziehungen zwischen

Hirn- und Körpergewichten bei kleinwüchsigen und großwüchsigen Hunderassen zeigen für die 1. Wachstumsphase höhere a-Werte der Allometriegeraden bei körperkleinen Rassen als bei körpergroßen (RÖHRS 1959). Deshalb kann mit größter Wahrscheinlichkeit angenommen werden, daß für die einzelnen Individuen der untersuchten Krabbenwaschbären ihrer prospektiven Größe entsprechend auch unterschiedliche Anstiege der 1. postnatalen Phase gelten. Diese Unterschiede werden jedoch nicht deutlich, da der Körpergrößenbereich adulter Krabbenwaschbären nicht in dem Maße divergiert wie der extrem großer und kleiner Hunderassen. Der Anstieg der postnatalen Allometrie wird daher für einzelne Krabbenwaschbären in der 1. Phase um a = 0,80 liegen.

Weiterhin gilt aber auch, daß das Körpergewicht immer sehr viel später erreicht wird als die endgültige Hirngröße (KRETSCHMANN und WINGERT 1971), wenn von ernährungsbedingten Gewichtsschwankungen abgesehen wird. Aus diesen unterschiedlichen Wachstumsgeschwindigkeiten muß konsequenterweise für das Kombinat Hirngewicht zu Körpergewicht bei einem einzelnen wachsenden Individuum folgender Verlauf der ontogenetischen Allometrie resultieren:

Zunächst ergibt sich postnatal eine Gerade mit relativ größerem Anstieg (bei Krabbenwaschbären mit Anstiegen um a = 0,80), die aber in dem Moment, da das Hirnwachstum beendet ist, in eine abszissen-parallele Gerade übergeht, da das Körpergewicht weiterhin zunimmt. Diese Gerade hat keinen Anstieg, und demzufolge ist a = 0.

Die auf dem damaligen Wissensstand begründete Annahme von RÖHRS (1959), daß sich der späte ontogenetische Wachstumsverlauf nach intraspezifischen Allometrien mit a-Werten um 0,25 fortsetzt, ist deshalb unwahrscheinlich. „Die Gehirne kleiner Hunde wachsen zum Körper postnatal zunächst stärker als die großer Hunde. Ab einem Körpergewicht von 1000 g aber nach a = 0,25; die Gehirne großer Hunde wachsen bis zu 5000 g stärker als nach a = 0,25, ab dann nach a = 0,25“ (RÖHRS 1959, S. 25); oder: „Für ausgewachsene Hunde gilt die Allometriekonstante a = 0,25. Diese intraspezifische Konstante kann nicht als typische Wachstumskonstante angesehen werden; sie entspricht dem ontogenetischen Wachstum nur in den letzten Entwicklungsabschnitten“ (RÖHRS 1959, S. 26). Auch die 2. Phase der Abb. 2 darf somit nicht als reine Wachstumsallometrie interpretiert werden, da in der Beziehung Hirngewicht zu Körpergewicht nur noch eine Komponente, nämlich das Körpergewicht, wächst. Darauf weist bereits ARIENS KAPPERS (1936 a, b) hin.

Vielmehr ergeben sich bei mehreren Individuen einer Art, aber unterschiedlicher Körperendgrößen, auch mehrere individuelle postnatale Allometrien für die Relation Hirngewicht zu Körpergewicht. In der 2. postnatalen Phase (ab Erreichen der Hirnendgrößen) entstehen so mehrere übereinander gelegene Geraden. Diese liegen zueinander und zur Abszisse parallel, aber gegeneinander nach rechts versetzt. In Abb. 3 sind diese individuellen ontogenetischen Allometrien für 3 Krabbenwaschbären schematisch dargestellt. Daraus ergibt sich bei Tieren gleicher Cerebralisation eine Erweiterung in der hierarchischen Anordnung allometrischer Gesetzmäßigkeiten für die Beziehung Hirngewicht zu Körpergewicht. Die 2. Phase postnataler Ontogenesen kann dabei als individuelle Allometrie angesehen werden. Sie bildet mit einem Anstieg von a = 0 die Basis. Mehrere solcher individueller Allometrien sind innerhalb einer Art in der Weise übereinander versetzt, daß ihnen intraspezifische (= interindividuelle) Allometrien übergeordnet sind. Diese haben Anstiege zwischen a = 0,25 und a = 0,30. Letztere wiederum werden durch interspezifische Allometrien mit Anstiegen von a = 0,56 zusammengefaßt.

Der oben erwähnte Widerspruch der vorliegenden Untersuchungen zwischen Abb. 1 und Abb. 2 ist nunmehr erklärbar. Die 2. flache Allometriegerade aus Abb. 2 mit dem Anstieg von a = 0,23 ist demnach durch eine Überlagerung von Allometrien

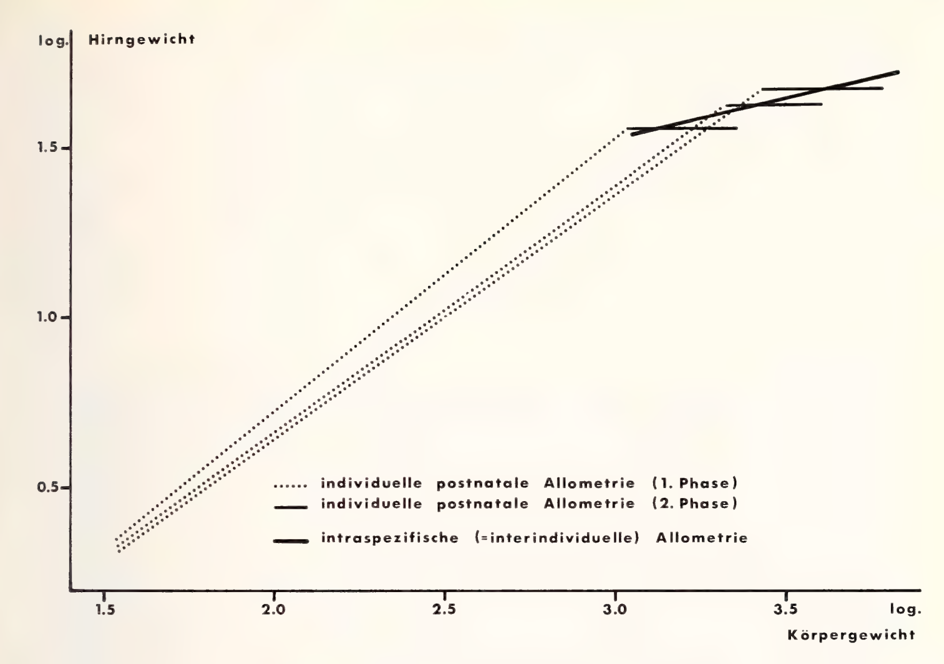


Abb. 3. Schematische Darstellung der individuellen postnatalen Wachstumsallometrien und der intraspezifischen Allometrie für die Beziehung Hirngewicht zu Körpergewicht

beider Phasen mit intraspezifischen Allometrien verschieden großer adulter Krabbenwaschbären zustande gekommen (vgl. Abb. 3). Darauf weisen auch bereits KRETSCHMANN und WINGERT (1971) hin.

Aus den Beziehungen zwischen individuellen Allometrien der 2. postnatalen Phase und den intraspezifischen Allometrien ergeben sich noch andere Erkenntnisse. Für intraspezifische quantitative Hirnvergleiche, wie etwa zur Ermittlung domestikationsbedingter Hirngrößenänderungen, können auch subadulte Tiere herangezogen werden. Entscheidend ist nach Abb. 3 nur, daß diese ihre Hirnendgröße bereits erreicht haben, also auf der individuellen Allometriegeraden der 2. postnatalen Phase liegen. Auch schlechte oder gute Ernährungszustände ausgewachsener Individuen würden in der Relation Hirngewicht zu Körpergewicht die Werte auf diesen Geraden nach links oder rechts verschieben. Bei ausreichendem Material, wie es für solche Untersuchungen immer wünschenswert ist, wären Lage und Anstieg der intraspezifischen Geraden nicht beeinflußt. Darauf deuten auch Untersuchungen an den Gehirnen selbst hin. Die Proportionierungen innerhalb der Gehirne zeigen bei subadulten Wildschweinen (KRUSKA 1970 b; KRUSKA und STEPHAN 1973) und Ratten (KRUSKA 1975, nach Daten von SMITH 1934) gegenüber adulten Individuen nur individuelle Schwankungen, aber keine gerichteten Veränderungen.

3. Morphogenese der Gehirne während der postnatalen Ontogenese

Die individuelle Entwicklung des Verhaltensinventars von *Procyon cancrivorus cancrivorus* ist dadurch gekennzeichnet, daß gewisse Komponenten früher, andere wiederum später auftreten bzw. sich manifestieren (LÖHMER 1975 b). Ähnlich ist vom Gehirn bekannt, daß es während der Ontogenese erhebliche Umproportionierungen einzelner Teile erfährt (SCHLEIFENBAUM 1973). Diese sind letztlich auch von der

Phylogenese beeinflußt. Unterschiedliche Wachstumsgradienten und Entwicklungsschübe der Hirnteile bewirken unterschiedliche Hirnzusammensetzungen in einzelnen ontogenetischen Stadien. Man spricht deshalb nicht nur in der Stammesgeschichte, sondern auch während der Ontogenese von einer heterochronen, kaleidoskopartigen oder mosaikartigen Entwicklung des Gehirns (Starck 1965).

Neben der unterschiedlichen Reifung der großen Hirnteile interessieren in bezug auf die Verhaltensontogenese besonders die Entwicklungsgeschwindigkeiten einzelner Hirnzentren, die funktional in einem System zusammenwirken. Diese Systemogenesis wurde von Anokhin und seiner russischen Schule bereits in den 30er Jahren als wichtigster Regulator für die Hirnentfaltung angesehen (Anokhin 1964). Wir haben quantitative cytoarchitektonische Studien unter solchen Aspekten in Angriff genom-

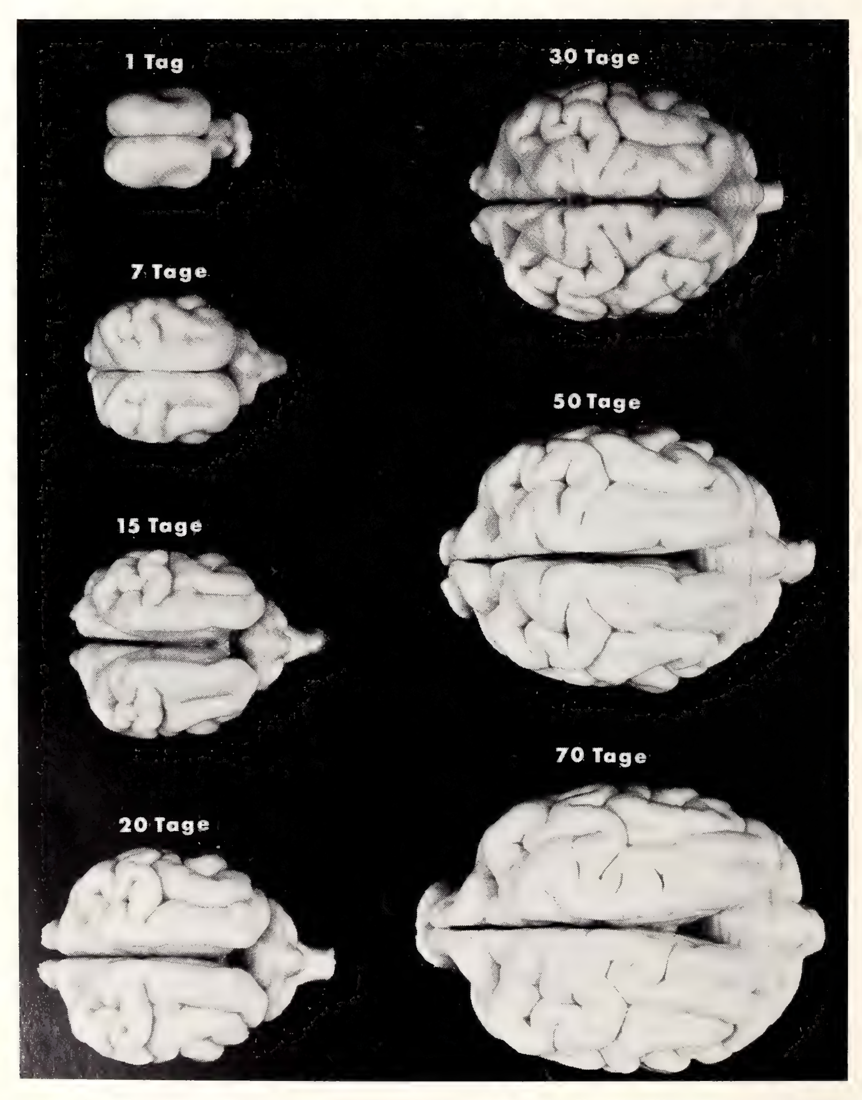


Abb. 4. Dorsalansicht der Gehirne von Krabbenwaschbären unterschiedlichen postnatalen Alters

men. Vorerst soll an dieser Stelle durch einen morphologischen Vergleich der Hirne von Krabbenwaschbären unterschiedlichen Alters die Heterochronie der Hirnentwicklung aufgezeigt werden.

Die Abb. 4, 5 und 6 zeigen vergleichende Darstellungen unterschiedlich alter Krabbenwaschbärgehirne von dorsal, lateral und ventral. Besonders überraschend ist dabei das 1. Stadium (1 Tag). Es zeigt sich ein Gehirn von ausgesprochen embryonalem Charakter. Die Zuordnung von Krabbenwaschbären zu der Gruppe der Nesthocker wird dadurch erneut bestätigt. Das Cerebellum als motorisches Zentrum ist noch kaum entwickelt, und der Blick auf das Mittelhirndach ist frei. Das liegt insbesondere an der geringen Ausbildung der Großhirnhemisphären, die noch klein und vor allem ungefurcht sind. Laterale Eindellungen weisen bereits auf die Absenkung der Fossa Sylvii in die Tiefe hin.

Im Zusammenhang damit muß auf eine Studie von Starck (1956) über den Reifegrad neugeborener Ursiden im Vergleich mit anderen Carnivoren hingewiesen werden. Es wird darin, wie auch kürzlich bei Müller (1972), das Gehirn eines neonaten Eis-

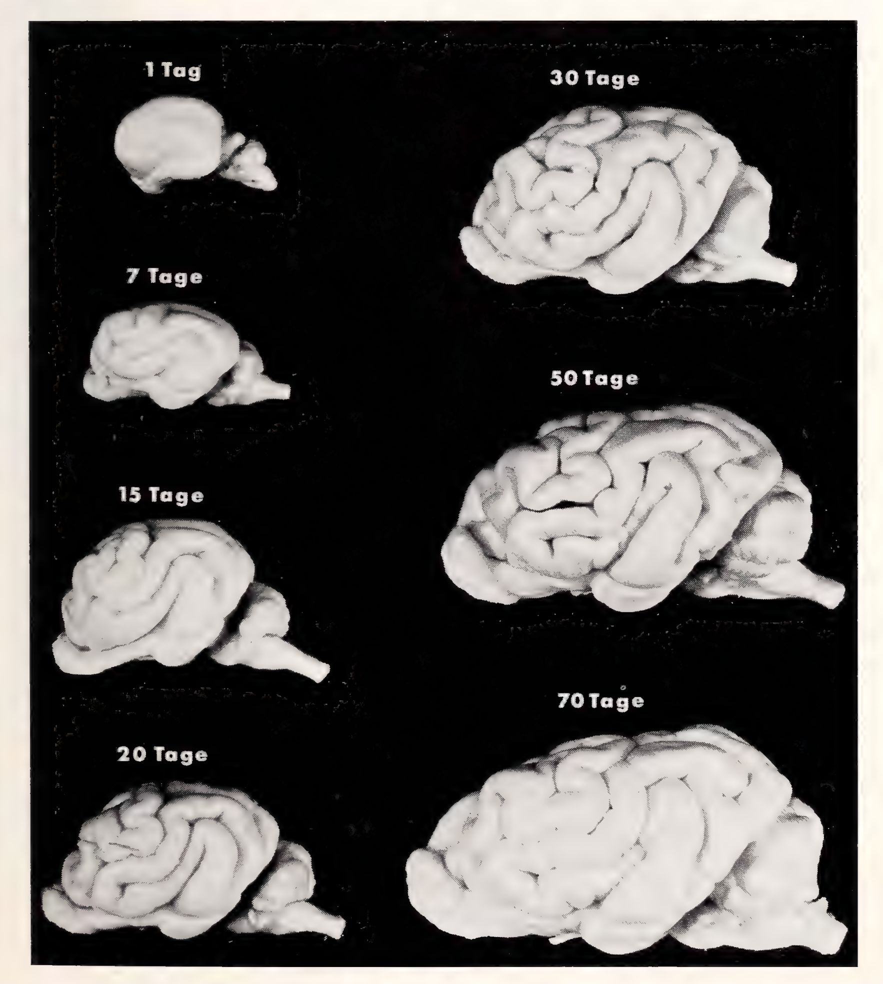


Abb. 5. Lateralansichten der Gehirne von Krabbenwaschbären unterschiedlichen postnatalen Alters

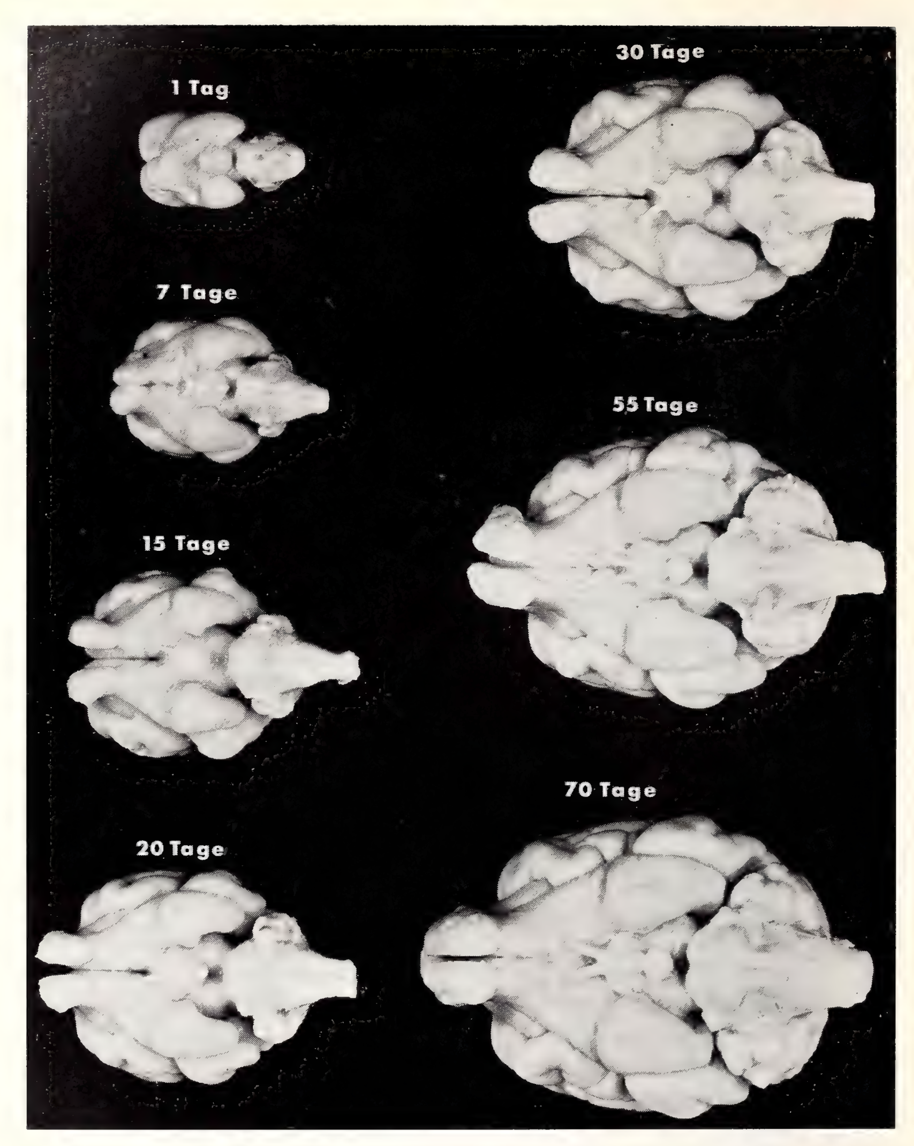


Abb. 6. Ventralansichten der Gehirne von Krabbenwaschbären unterschiedlichen postnatalen Alters

bären abgebildet, welches einen ähnlichen embryonalen Eindruck macht wie das der 1 Tag alten Krabbenwaschbären. Dagegen werden für neonate Hunde, Katzen und eigenartigerweise auch für Nasenbären der Art *Nasua rufa* bereits total gefurchte Hirne beschrieben. Nur Herre und Stephan (1955) erwähnen in ausführlichen Beschreibungen an mehreren Hunderassen in einer einzigen Ausnahme für einen Neonaten einer besonders kleinen Zwergpudelmutter ein völlig ungefurchtes Gehirn. Der geringe Reifegrad der Ursidengehirne zum Zeitpunkt der Geburt wurde daher als eine Besonderheit bewertet. Wir sehen hier am Beispiel der Krabbenwaschbären, daß solche „unfertigen" Gehirne bei der Geburt auch bei Procyoniden auftreten. Es bleiben weiterhin entsprechende Untersuchungen an Musteliden interessant.

Wird nun im weiteren das 7-Tage-Stadium betrachtet (Abb. 4, 5), so hat sich das Bild erheblich gewandelt. Großhirn und Kleinhirn erscheinen bereits in einer „adultähnlicheren" Relation. Das Mittelhirndach ist überlagert, aber die Überdeckung des Kleinhirns durch occipitale Hemisphärenbereiche ist noch nicht weit fortgeschritten. Was aber in diesem Stadium besonders ins Auge fällt, ist die Furchung der Hemisphären. Aus Abb. 4 wird deutlich, daß im Furchungsprozeß während der Ontogenese offenbar der vordere Bereich der Hemisphäre ganz entschieden bevorzugt ist. Die Furchung occipitaler Regionen setzt hingegen erst langsam ein. Auch HERRE und STEPHAN (1955) betonen diese Tatsache bei mehreren Hunderassen. Bei Krabbenwaschbären wird die sehr starke Ausbildung vorderer Regionen auch in der Lateralansicht (Abb. 5) deutlich. Dieses bevorzugte Gebiet „lastet" gewissermaßen wie eine Krone auf der Vorderhemisphäre und scheint die darunter gelegenen Gyri und Fissuren zu einem bogenartigen Verlauf zu zwingen, der für das Furchenmuster adulter Individuen typisch ist.

Das wird auch im 15-Tage-Stadium ersichtlich (Abb. 4, 5). Außerdem ist hier ein Auseinanderklaffen der beiden Hemisphären auffällig (Abb. 4). Der freie Blick auf die Fissura splenialis der medianen Hemisphärenfläche und auf das Corpus callosum in der Tiefe bestätigt das. Es ist möglicherweise in diesem Stadium ein Wachstumsschub innerer Endhirnregionen anzunehmen. Dabei könnte es sich an dieser Stelle um die Hippocampusformation handeln.

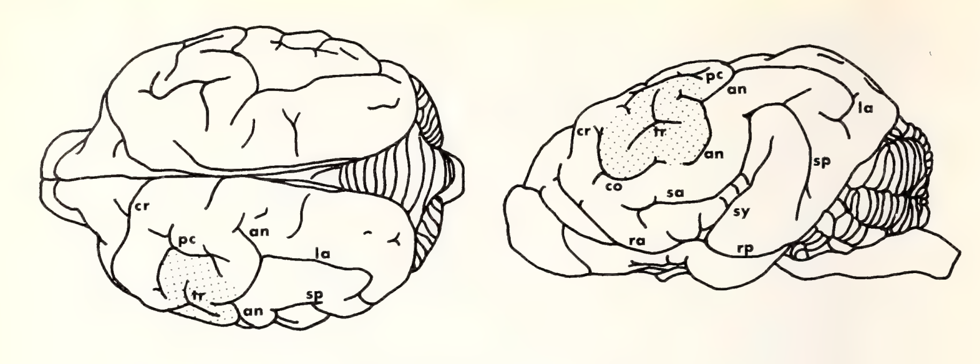
Am 20. Tag ist dann die Fissura interhemisphaerica wieder zunehmend geschlossen. Eine Massenzunahme der Hemisphären nach median ist wahrscheinlich. Aber selbst jetzt fällt an der Breite der Hirnhälften immer noch die bevorzugte Ausbildung vorderer Bereiche gegenüber den caudaler gelegenen auf. In der Zeit vom 15. bis 22. postnatalen Tag öffnen sich die Augen der jungen Krabbenwaschbären (LÖHMER 1975 b). Die Morphogenese der Gehirne ist dann aber noch nicht abgeschlossen. Darauf deuten auch HERRE und STEPHAN (1955) und MÜLLER (1972) hin.

In den letzten drei dargestellten Stadien (30 Tage, 50 Tage, 70 Tage) schließlich ist das charakteristische Furchenbild vorhanden, aber die Wachstumsprozesse scheinen noch nicht abgeschlossen. Aus der vergleichenden Betrachtung frontaler und caudaler Hemisphärenregionen wird ersichtlich, daß eine Massenzunahme nach vorn und hinten erfolgt. Die Hemisphären strecken sich. Das wird besonders an den Lateralansichten deutlich (Abb. 5).

Die Basalansichten (Abb. 6) zeigen in allen Stadien etwa gleichartige Proportionierung des phylogenetisch alten Allocortex. Alle Anteile scheinen in ähnlichem Verhältnis zueinander zu wachsen. Demgegenüber wird aber am basalen Anteil des Neocortex eine stärkere Zunahme der Neurinde während der postnatalen Ontogenese wahrscheinlich.

Bei einer funktionellen Deutung dieser Beobachtungen kann das Furchenbild der Hemisphären weiterhelfen. Furchen können — als Ausdruck von Oberflächenvergrößerung des Neocortex — sowohl inmitten als auch an den Grenzen einzelner Funktionsfelder auftreten. Die Fissura lateralis im caudalen Hemisphärenbereich kennzeichnet so die Lage und Ausdehnung des übergeordneten optischen Projektionszentrums. Doch welche Bedeutung ist der früher auftretenden Fissuration vorderer Bereiche beizumessen?

Hier hilft die elektrophysiologisch erstellte Funktionskarte der Somatosensorik bei *Procyon lotor* weiter (WELKER und CAMPOS 1963). Sie ist in Abb. 7 umgezeichnet wiedergegeben. Dort zeigt sich, daß zwischen der Fissura ansata und der Fissura coronalis ein Funktionsfeld liegt, welches für die Verarbeitung haptischer Impulse der Hände zuständig ist. Bei Waschbären und auch Krabbenwaschbären ist diese Region noch durch eine spezifische Furche — die Fissura triradiata — in der Mitte des Feldes vergrößert.



somatosensorische Region
der Vorderpfoten

Abb. 7. Ausdehnung der somatosensorischen Region der Vorderpfoten auf der Hemisphäre von *Procyon cancrivorus cancrivorus* (nach Angaben für *P. lotor* von CAMPOS und WELKER [1963]). Abkürzungen: an = Fissura ansata; co = F. coronalis; cr = F. cruciata; la = F. lateralis; pc = F. postcruciata; ra = F. rhinalis anterior; rp = F. rhinalis posterior; sa = F. suprasylvia anterior; sp = F. suprasylvia posterior; sy = F. Sylvii; tr = F. triradiata

Wir können somit an den Hemisphären folgendes feststellen: Die postnatale Entwicklung derjenigen Region, welche die Verarbeitung von haptischen Reizen ermöglicht, setzt bei Krabbenwaschbären wahrscheinlich früher ein, als die Entwicklung der optischen Region. LÖHMER (1975 b) hat während der Verhaltensontogenese ebenfalls festgestellt, daß haptische Orientierung der optischen vorausgeht. Gleichzeitig wird deutlich, daß artspezifische Spezialisierungen relativ frühzeitig stattfinden.

Danksagung

Im Rahmen der Verhaltensuntersuchungen hat Herr Dr. R. LÖHMER im Institut für Zoologie, Hannover, Krabbenwaschbären nachgezüchtet und nach vorheriger Absprache einzelne postnatale Entwicklungsstadien zusammengestellt. Ich bin ihm für das Material zu Dank verpflichtet. Desgleichen danke ich Frl. E. ENGELKE für bewährte technische Assistenz.

Zusammenfassung

An 55 Gehirnen von Krabbenwaschbären unterschiedlichen postnatalen Alters werden die Abhängigkeiten der Hirngröße von Alter und Körpergröße untersucht. Im Alter von ca. 70 postnatalen Tagen haben die Gehirne durchschnittlich ihre Endgröße erreicht. Die Vermehrungszahl von 14 kennzeichnet Krabbenwaschbären als Nesthocker. Für die Beziehung Hirngewicht zu Körpergewicht werden zwei Allometriegeraden mit unterschiedlichen Anstiegen berechnet. Individuelle und intraspezifische (= interindividuelle) Allometrien werden diskutiert. Weiterhin wird die postnatale Morphogenese der Gehirne an einzelnen Entwicklungsstadien beschrieben. 1 Tag alte Krabbenwaschbären haben ähnlich wie Ursiden Gehirne, die an späte Embryonalstadien erinnern. Heterochrone Entwicklungsschübe einzelner Hirnteile werden deutlich und mit Ergebnissen der postnatalen Verhaltensontogenese in Zusammenhang gebracht.

Summary

On the postnatal development of the brain of Procyon cancrivorus cancrivorus (Procyonidae; Mammalia)

During the postnatal development the relation between brain size and age as well as between brain and body size is investigated in 55 crab-eating racoons. Approximately 70 days post natum the brain has reached its final size. The multiplication factor of brain size (see PORTMANN and MANGOLD-WIRZ) is found to be 14 and according to this we can classify

Procyon cancrivorus cancrivorus as an insessorial (heterophagous) mammal. The relation between brain and body weight during postnatal ontogenesis can be described by two allometric lines with different slopes. Individual and intraspecific (= interindividual) allometries are discussed.

Furthermore the postnatal morphogenesis of the brain is described at different stages of development. 1 day old individuals of the investigated subspecies have brains which, like those of Ursidae, are similar to the late embryonic phase in other mammals. Heterogeneous development stages become clear. This is discussed in connection wiht the results of postnatal ontogenesis in behaviour.

Literatur

Anokhin, P. K. (1964): Systemogenesis as a general regulator of brain development. In: The developing brain (Himwich, W. A.; Himwich, H. E., eds.). Progress in Brain Res. **9**, 54—86. Amsterdam: Elsevier.

Ariens Kappers, J. (1936 a): Brain-bodyweight relation in human ontogenesis. Proc. Royal Acad. Amsterdam **39**, 871—880.

— (1936 b): Brain-bodyweight relation in human ontogenesis and the "indice de valeur cerebrale" of Anthony and Coupin. Proc. Royal Acad. Amsterdam **39**, 1019—1028.

Bauchot, R.; Guerstein, M.-M. (1970): Evolution de la Taille et de la Densité Neuroniques au cours de la Croissance Post-Natale chez le rat blanc *Rattus norvegicus* (Berkenhout). J. Hirnforsch. **12**, 255—265.

Frahm, H. (1973): Metrische Untersuchungen an den Organen von Hamstern der Gattung *Phodopus, Mesocricetus* und *Cricetus.* Zool. Jb. Anat. **90**, 55—159.

Frick, H. (1961): Allometrische Untersuchungen an inneren Organen von Säugetieren als Beitrag zur „neuen Systematik". Z. Säugetierkunde **26**, 138—142.

— (1965): Probleme und Ergebnisse der vergleichenden Anatomie heute. Naturwiss. Rundschau **18**, 227—237.

Herre, W.; Stephan, H. (1955): Zur postnatalen Morphogenese des Hirnes verschiedener Haushundrassen. Morph. Jb. **96**, 210—264.

Kretschmann, H.-J. (1966): Über die Cerebralisation eines Nestflüchters (*Acomys cahirinus dimidiatus* [Cretzschmar, 1926]) im Vergleich mit Nesthockern (Albinomaus, *Apodemus sylvaticus* [Linnaeus, 1758] und Albinoratte). I. Teil: Morphologie und Allometrie. Morph. Jb. **109**, 376—410.

— (1968): Über die Cerebralisation eines Nestflüchters (*Acomys [cahirinus] minous* [Bate, 1906]) im Vergleich mit Nesthockern (Albinomaus, *Apodemus sylvaticus* [Linnaeus, 1958] und Albinoratte). II. Teil: Morphologie und Allometrie der postnatalen Gehirnentwicklung von *Acomys (cahirinus) minous,* der Albinomaus und der Albinoratte. Morph. Jb. **112**, 237—260.

Kretschmann, H.-J.; Wingert, F. (1971): Computeranwendungen bei Wachstumsproblemen in Biologie und Medizin. Berlin: Springer.

Kruska, D. (1970 a): Über die Evolution des Gehirns in der Ordnung Artiodactyla Owen, 1848, insbesondere der Teilordnung Suina Gray, 1868. Z. Säugetierkunde **35**, 214—238.

— (1970 b): Vergleichend cytoarchitektonische Untersuchungen an Gehirnen von Wild- und Hausschweinen. Z. Anat. Entwickl.-Gesch. **131**, 291—324.

— (1973): Cerebralisation, Hirnevolution und domestikationsbedingte Hirngrößenänderungen innerhalb der Ordnung Perissodactyla Owen, 1848 und ein Vergleich mit der Ordnung Artiodactyla Owen, 1848. Z. zool. Syst. Evolut.-Forsch. **11**, 81—103.

— (1975): Vergleichend-quantitative Untersuchungen an den Gehirnen von Wander- und Laborratten. I. Volumenvergleich des Gesamthirns und der klassischen Hirnteile J. Hirnforsch. (im Druck).

Kruska, D.; Stephan, H. (1973): Volumenvergleich allokortikaler Hirnzentren bei Wild- und Hausschweinen. Acta anat. **84**, 387—415.

Löhmer, R. (1975 a): Vergleichende Untersuchungen über die Manipulier- und Lernfähigkeit von Waschbären *(Procyon lotor)* und Krabbenwaschbären *(Procyon cancrivorus cancrivorus).* Z. Säugetierkunde **40**, 36—49.

— (1975 b): Zur Verhaltensontogenese bei *Procyon cancrivorus cancrivorus* (Procyonidae). Z. Säugetierkunde (im Druck).

Mangold-Wirz, K. (1966): Cerebralisation und Ontogenesemodus bei Eutherien. Acta anat. **63**, 449—508.

Martin, R. (1962): Entwicklungszeiten des Zentralnervensystems von Nagern mit Nesthocker- und Nestflüchterontogenese (*Cavia cobaya* Schreb. und *Rattus norvegicus* Erxleben). Rev. Suisse Zool. **69**, 617—727.

Müller, F. (1972): Zur stammesgeschichtlichen Veränderung der Eutheria-Ontogenesen. 2. Teil: Ontogenesetypus und Cerebralisition. Rev. Suisse Zool. **79**, 501—566.

Portmann, A. (1952): Die allgemeine biologische Bedeutung der Cerebralisations-Studien. Bull. Schweiz. Akad. Med. Wiss. **8**, 253—262.
— (1957): Zur Gehirnentwicklung der Säuger und des Menschen in der Postembryonalzeit. Bull. Schweiz. Akad. Med. Wiss. **13**, 489—497.
— (1962): Cerebralisation und Ontogenese. Med. Grundlagenforsch. 4, 1—62.
Rempe, U. (1962): Über einige statistische Hilfsmittel moderner zoologisch-systematischer Untersuchungen. Zool. Anz. **169**, 93—140.
Röhrs, M. (1959): Neue Ergebnisse und Probleme der Allometrieforschung. Z. wiss. Zool. **162**, 1—95.
— (1961): Allometrie und Systematik. Z. Säugetierkunde **26**, 130—137.
Schleifenbaum, Ch. (1973): Untersuchungen zur postnatalen Ontogenese des Gehirns von Großpudeln und Wölfen. Z. Anat. Entwickl.-Gesch. **141**, 179—205.
Smith, C. G. (1934): The volume of the neocortex of the albino rat and the changes it undergoes with age after birth. J. Comp. Neurol. **60**, 319—347.
Starck, D. (1956): Über den Reifegrad neugeborener Ursiden im Vergleich mit anderen Carnivoren. Säugetierkdl. Mitt. **4**, 21—27.
— (1962): Die Evolution des Säugetiergehirns. Wiesbaden: Steiner.
— (1965): Die Neencephalisation (Die Evolution zum Menschenhirn). In: Menschliche Abstammungslehre (Heberer, G., Hrsg.). Fortschritte der Anthropogenie, 103—144. Stuttgart: G. Fischer.
Volkmer, D. (1956): Cytoarchitektonische Studien an Hirnen verschieden großer Hunde (Königspudel und Zwergpudel). Z. Mikr.-anat. Forsch. **62**, 267—315.
Weidemann, W. (1975): Zur Cerebralisation von Procyoniden und Ursiden. Z. Säugetierkunde (im Druck).
Welker, W. I.; Campos, G. B. (1963): Physiological significance of sulci in somatic sensory cerebral cortex in mammals of the family Procyonidae. J. Comp. Neurol. **120**, 19—36.
Wirz, K. (1950): Studien über die Cerebralisation: zur quantitativen Bestimmung der Rangordnung bei Säugetieren. Acta anat. **9**, 134—196.
— (1954): Ontogenese und Cerebralisation bei Eutheria. Acta anat. **20**, 318—329.

Anschrift des Verfassers: Dr. Dieter Kruska, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule, D-3000 Hannover, Bischofsholer Damm 15

Wladimir Georgiewitsch Heptner †

Am 5. Juli 1975 verlor die „Deutsche Gesellschaft für Säugetierkunde" einen der kompetentesten Säugetierkundler der Welt. Prof. Dr. W. G. HEPTNER starb nach längerem, geduldig ertragenem Leiden in Moskau. Es ist geboten, eine Rückschau auf sein durch hervorragende Fähigkeiten und unerhörten Fleiß gekennzeichnetes Leben zu halten, um des Ehrenmitgliedes unserer Gesellschaft und zahlreicher anderer internationaler wissenschaftlicher Vereinigungen zu gedenken.



Am 22. Juni 1901 in der russischen Metropole geboren, bekam HEPTNER schon als Gymnasiast Kontakte zur Zoologie durch Akademiemitglied Prof. MENZBIER, den bekannten russischen Tiergeographen. Folgerichtig studierte er ab 1919 Zoologie an der Moskauer Universität, der er auch in den nächsten Jahrzehnten als akademischer Lehrer verbunden blieb. 1929 wurde er Aspirant am Zoologischen Museum der Universität unter Betreuung durch die Professoren G. A. KOSHEWNIKOW und S. I. OGNEW. Mit letzterem verband ihn auch später eine 30jährige enge wissenschaftliche Zusammenarbeit. 1929 wurde HEPTNER Kustos der Wirbeltiersammlung des Zoologischen Museums in der Herzenstraße in Kremlnähe und Dozent und Kurator der Säugetierabteilung. 1934 berief man HEPTNER zum Professor für Zoologie der Wirbeltiere an die biologische Fakultät der Moskauer Staatsuniversität und 1936 erfolgte die Habilitation zum „Doktor der biologischen Wissenschaften" mit dem Thema „Allgemeine Zoogeographie".

Das Spektrum des wissenschaftlichen Interesses HEPTNERS war außerordentlich breit. Neben der schon erwähnten Tiergeographie beschäftigte er sich mit Fragen der Evolution, der Ökologie, Problemen der Wirbeltiersystematik und der Artbildung bei Säugetieren. Letztere Arbeitsrichtung leitete er mit einer Studie über die Systematik der Rennmäuse (Gerbillinae) ein, wobei es bei deren ungeheurer Verbreitung auf dem Gebiet der Sowjetunion zur Beschreibung von 2 neuen Arten und 15 Unterarten kam. Bis heute liegen mehr als 270 wissenschaftliche Arbeiten HEPTNERS vor, in denen u. a. mehr als 70 Tierformen neu beschrieben wurden. Besonders bekannt ist bei uns das von ihm betreute kollektive Werk „Säugetiere der Sowjetunion", das man in Deutschland allgemein den „Heptner" nennt.

Zu Ehren des bekannten Mammalogen tragen bisher 18 Art- und Unterartbezeichnungen von Tieren verschiedener Klassen den Namen *heptneri.* Erinnert sei nur an *Capra falconeri heptneri, Salpingotus heptneri, Meles meles heptneri,* unter den Vögeln an *Circaëtus ferox heptneri* und an mehrere Arten von Hemipteren, Hymenopteren, Dipteren und Isopoden. Als wissenschaftlicher Lehrer hatte HEPTNER überragenden Einfluß auf bekannte Mammalogen der UdSSR, wie N. N. WORONZOW, V. E. SOKOLOV, W. I. ZALKIN, V. N. ORLOV, O. L. ROSSOLIMO, V. A. DOLGOV und viele andere. Zu seiner Freude wurde auch sein Sohn Mischa Zoologe, der am Institut für Ozeanographie über Tiefseekopepoden arbeitet.

Das Interesse an Fragen der Tiergeographie, der Artbildung, der Jagdkunde und der Wüstenökologie führten zu zahlreichen Forschungsreisen des Gelehrten in sein geliebtes Turkmenien, nach Mittelrußland, in den Kaukasus, das Altaigebiet, nach Kasachstan und in den Fernen Osten der Sowjetunion. Intensiv wurden dabei an HEPTNER Fragen der Bedrohung der Natur herangetragen. Er wurde zum Mitbegründer des sowjetischen Naturschutzes. Jahrzehntelang war er Mitglied des „Wissenschaftlich-technischen Rates der Hauptverwaltung für Naturschutz und Naturschutzgebiete" des sowjetischen Landwirtschaftsministeriums. Schon 1941 intensivierte er Bemühungen zum Schutz des Sibirischen Tigers; er war Mitglied von 3 Kommissionen der IUCN und Ehrenmitglied der „Allrussischen Gesellschaft für Naturschutz".

Durch seine ausgezeichnete Kenntnis der deutschen Sprache schuf HEPTNER eine Brücke zu deutschen Fachkollegen und übersetzte allein 5 Werke über Fragen der Mikroevolution ins Russische. 1974 glänzte er noch in völliger geistiger Frische als maßgeblicher Betreuer des „Internationalen Theriologenkongresses" in Moskau.

Als hervorragender Kenner russischer Kultur und Geschichte war HEPTNER ein äußerst liebenswürdiger Gastgeber, der Besuche im Moskauer Zoologischen Museum unvergeßlich machte. Wir haben in ihm einen Freund verloren, der sich in der Säugetierkunde einen bleibenden Ehrenplatz geschaffen hat.

MICHAEL GORGAS, Köln

SCHRIFTENSCHAU

MOHR, ERNA: **Das Urwildpferd** – *Equus przewalskii* Poljakoff, 1881. 2. überarb. Aufl. Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen-Verlag. 1970. Neue Brehm-Bücherei, Nr. 249. 131 S., 109 Abb., 2 Farbtaf., 9,60 DM.

Die Verfasserin hat auf ihre bekannte sehr gründliche und lebendige Art das umfangreiche Literaturmaterial und eigene Erfahrungen zusammengetragen, geordnet und eine eindrucksvolle Monographie über *Equus przewalskii* geschaffen. Die Systematik der Urwildpferde, die, bedingt durch historische und volkstümliche Namensgebungen, häufig verwirrend erscheint, wird aufgeschlüsselt durch ausführliche Zitate historischer Quellen über Verbreitung, Jagden und frühe Zuchtversuche. Die Autorin verweist auf die hohe Variabilität im Habitus, die im Bereich der Zoohaltung durch Eliminierung extremer Artkomponenten eingeengt wurde.

Morphologie, Lebensraum und Verhalten, speziell das Herdenverhalten, werden unter Bezug auf zahlreiche Autoren und durch umfangreiches Bildmaterial instruktiv gestaltet. Der Komplex Lebensdauer, Zucht und rezente Zuchtzentren von *Equus przewalskii* sowie Entstehung und Ausgangsmaterial dieser Zentren, schließen eine Bearbeitung ab, die in ihrer Intensität als vorbildlich gelten kann. W. WEIDEMANN, Hannover

KLINGEL, H.: **Das Verhalten der Pferde** (Equidae). Handb. Zool., 8. Bd. Berlin — New York: de Gruyter 1972. 68 S., 58 Abb., 78,– DM.

Basierend auf umfangreichen Freilandbeobachtungen an allen drei Zebraarten analysiert KLINGEL das Verhalten der Equiden. Hierbei ergeben sich besonders in der sozialen Organisation Unterschiede zwischen den einzelnen Zebraarten. Steppen- und Bergzebras sind nicht territorial und bilden Hengst- und Familiengruppen, in denen die Stuten freiwillig bis zu ihrem Tod bleiben. Bei Verlust des Gruppenhengstes werden diese Familien geschlossen von einem neuen Hengst übernommen. Grevyzebras hingegen leben in sehr instabilen Hengst-, Stuten- oder Familienverbänden, in denen die Hengste z. T. territorial sind. Die Markierung erfolgt statisch-optisch, akustisch und eventuell durch Kotplätze an den Reviergrenzen. Ähnlich ist die soziale Organisation der Wildesel, während Pferde hier den Steppen- und Bergzebras entsprechen. Unterschiede zwischen Steppenzebras, Bergzebras und Pferden einerseits und Grevyzebras und Eseln andererseits zeigen sich auch in einem unterschiedlichen Paarungsverhalten.

Die Darstellung weiterer Verhaltenskomplexe wie Hautpflege, Ausdrucksverhalten, Rangordnung, Aktionsraum und Aktivität, Geburt und Lernvermögen vervollständigen das Ethogramm der Equiden.

Die Arbeit ist jedem an ethologischen und ökologischen Fragen Interessierten unbedingt zu empfehlen. J. LANGE, Stuttgart

CLAUS, GROBBEN, KÜHN: **Lehrbuch der Zoologie** — Spezieller Teil. Reprint der 10. Auflage 1932. Berlin — Heidelberg — New York: Springer 1971. 843 Abb., 728 S., 96,– DM.

Eine sachlich inhaltliche Diskussion dieses Reprints des schon klassisch gewordenen Teils eines Lehrbuches steht nach Ansicht des Referenten wohl kaum zur Debatte. Ein Lehrbuch, das sicherlich eine ganze Generation von Biologen mit beeinflußt hat und auch heute noch Interesse verdient auf Grund seiner zahlreichen Abbildungen, speziell den Bereich der Wirbellosen, und seiner kurzen Charakterisierung kleiner systematischer Einheiten, wirft eher die Frage nach dem Sinn derartiger Reprints auf. Es ist nicht zu verkennen, daß seit dem Erscheinen der letzten Auflage gut dreißig Jahre vergangen sind, die auch im Bereich der Syste-

matik und Morphologie erhebliche Änderungen und Erweiterungen des Wissens zur Folge haben. Dieses macht sich bei der Lektüre natürlich bemerkbar. Ein großer Teil der Abbildungen und des Textes hat sicherlich nicht ihren Wert verloren, doch dieses trifft nicht generell zu, es sei nur auf die systematische Zuordnung der Lagomorpha verwiesen oder die Abbildungen von Säugetiergehirnen. Beides sollte nur unter historischem Aspekt betrachtet werden. Als Lehrbuch für den heutigen Biologie-Studenten ist dieses Reprint sicher nicht geeignet, zumal es, unter Vorbehalt, inzwischen entsprechende Lehrbücher auf der Grundlage des heutigen Wissensstandes gibt und die Preisgestaltung für diesen Wiederdruck durchaus dem derzeit üblichen Niveau entspricht. In der vorliegenden Form ist dieses Buch mehr zu sehen als eine Möglichkeit Bibliotheken zu ergänzen, so daß gesammeltes Wissen früherer Jahrzehnte nicht verlorengeht und eventuell auf dieser Basis Anregung zu weitergehender Forschung mit modernen Methoden und neuen Denkansätzen gegeben wird. Von diesem mehr historischen Blickwinkel aus gesehen, stellt die vorliegende unveränderte Wiedergabe der letzten Auflage des Claus / Grobben / Kühn ein sicherlich verdienstvolles Unterfangen dar.

W. Weidemann, Hannover

Stubbe, H. (Hrsg.): **Buch der Hege.** Bd. I: Haarwild. Berlin: VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag 1973. 448 S., zahlr. Fotos u. Zeichn., 25,– DM.

Mit dem in der Zwischenzeit bereits auch erschienenen Band II, Federwild, ist nun in der deutschen Fachliteratur endlich eine Lücke geschlossen worden: Diese zweibändige, zum Teil auf dem Gedankengut modernen Naturschutzes aufgebaute Wildbiologie wird bestimmt von allen jenen Säugetierkundlern, Vogelkundlern, Forstleuten, Wildbiologen und Naturschützern begrüßt, die über die Lebensweise, das Verhalten und mögliche Schutzmaßnahmen einzelner einheimischer „Jagdtier"-Arten Bescheid wissen wollen. In knapper Form ist von einzelnen Spezialisten des Autorenkollektivs alles Bekannte aus diesen Bereichen zusammengetragen worden, wobei es einen immer wieder angenehm überrascht, wie stark der Naturschutzgedanke in den Vordergrund gestellt worden ist. Da liest man anstatt von „Raubzeugbekämpfung" Kapitelüberschriften wie „Schutz und Hege des Mauswiesels" und dergleichen auch über Dachs, Otter, Wildkatze und Seehund. Die großen Huftierarten sind allerdings leider ausschließlich in ihrer Hege und Bewirtschaftung, nicht jedoch, wie die Raub-, Hasen- und Nagetiere, auch in ihrer Biologie behandelt worden. Wenn aber hier auch die Trophäenhege im Vordergrund steht, so trieft das Buch zum Glück wenigstens nicht von „Waidgerechtigkeit", sondern definiert die Jagd gleich in der Einleitung offen und ehrlich als „mit höchstem ökonomischen Nutzen erfolgende, planmäßige Bewirtschaftung der Wildbestände, die notwendig ist, um Störungen im Haushalt der Natur und Schäden in der Kulturlandschaft durch Übervermehrung jagdbarer Tiere zu verhindern". Die Fülle der mitgeteilten Forschungsergebnisse mitteleuropäischer Wildbiologen (darunter eine stattliche Zahl von Originalarbeiten aus der Schule von Prof. Stubbe) macht das Werk jedem, der sich mit einheimischen Großtieren beschäftigt, unentbehrlich.

A. Festetics, Göttingen

Marakow, S. W.: **Der Nördliche Seebär** *(Callorhinus ursinus* L.). Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen-Verlag 1969. Neue Brehm-Bücherei Nr. 407. 114 S., 72 Abb., 8,90 DM.

Der nördliche Seebär gehört zu den Otariiden, die zum Teil auf Grund intensiver Bejagung wegen ihres Pelzes in ihrer Zahl erheblich dezimiert wurden, zum Teil kurz vor der Vernichtung standen. Auf Grund internationaler und nationaler Abkommen wurde eine gewisse Schonung erreicht, die letztlich zu einer echten Hege wurde. Der Autor beobachtete über einen zehnjährigen Zeitraum Seebärenkolonien im Bereich der Sowjetunion. Die vorliegende Bearbeitung ist sicherlich das Resümee der dabei gewonnenen umfangreichen Kenntnisse. Morphologische, physiologische und verhaltensphysiologische Daten werden ausführlich dargestellt. Ein umfangreiches Kapitel stellt zum Beispiel die Analyse der Populationsstruktur, ihre Veränderungen und die Einflüsse abiotischer und biotischer Natur auf die Populationen dar. Dem Text beigefügt ist ein ungewöhnlich informatives Bildmaterial. Insgesamt liegt mit diesem Werk eine wissenschaftliche, aber allgemeinverständliche Darstellung des nördlichen Seebären vor, wie man sie sich auch für andere einheimische Formen wünschen würde.

W. Weidemann, Hannover

In Kürze wird erscheinen:

Grundlagen der zoologischen Systematik

Theoretische und praktische Voraussetzungen für Arbeiten auf systematischem Gebiet

Von Dr. Ernst Mayr

Alexander Agassiz — Professor der Zoologie, Museum of Comparative Zoology. Harvard University, Cambridge/Mass. (USA)

Aus dem Englischen übertragen und bearbeitet von Prof. Dr. Otto Kraus, Hamburg. 1975. 370 Seiten, 65 Abbildungen, 13 Tabellen. Balacron gebunden 68,— DM

Die zoologische Systematik hat in den letzten dreißig Jahren wesentliche Impulse erhalten: durch die Entwicklung der modernen Evolutionsbiologie, die Arbeiten von Huxley und Hennig, durch vermehrte Anforderungen an die angewandte Taxonomie und durch den Computereinsatz bei Klassifikationsaufgaben. Grundlegend neue Einsichten lassen erkennen, daß bei verschiedenen Tiergruppen die Bezugsbasis für allgemeine Aussagen noch nicht einmal hinlänglich gegeben ist, weil vermeintlich festgefügte Systeme sich als mehr oder weniger typologisch oder gar als künstlich erwiesen haben, so daß die wirklichen phylogenetischen Zusammenhänge erst erarbeitet werden müssen.

Im Hinblick auf die damit verbundenen Aufgaben und die zentrale, integrierende Stellung der Systematischen Zoologie, zu der ein wachsender Mangel an Systematikern schlecht passen will, gewinnt die Heranbildung geeigneten wissenschaftlichen Nachwuchses, an den hohe Anforderungen zu stellen sind, große Bedeutung. Doch fehlte hierfür bislang ein Handbuch, das dem Anfänger als Einführung und dem erfahrenen Forscher als kritische Anregung dienen kann. Ein solches Standardwerk steht mit dem vorliegenden Band jetzt zur Verfügung.

Prof. Mayr, der seine Ausbildung in Taxonomie bei Stresemann und Rensch in Deutschland begonnen hat und auf diesem Kerngebiet der Zoologie besonders vielseitige Erfahrungen in den USA gewinnen konnte, hat mit seinen „Principles of Systematic Zoology" aus dem bekannten und vielbenutzten „Mayr, Linsley & Usinger" ein weitgehend neu konzipiertes Werk geschaffen. Es behandelt unter Berücksichtigung der in den letzten Jahrzehnten erfolgten bemerkenswerten Entwicklungen sowohl die theoretischen als auch die praktischen Voraussetzungen für Arbeiten auf systematischem Gebiet. Die deutsche Fassung ist durch Prof. Kraus vom Zoologischen Institut der Universität Hamburg übersetzt und — in engem Kontakt mit Prof. Mayr — aktualisiert und den europäischen Verhältnissen angepaßt worden.

Als Einführung in Theorie und Praxis der Systematik wird das Buch dazu beitragen, der Systematischen Zoologie die ihrer Bedeutung entsprechende Rolle in Forschung und Lehre zu sichern sowie die angewandte Taxonomie bei den vielen neuen Aufgaben zu unterstützen, zu denen sie heute in Landwirtschaft, öffentlichem Gesundheitswesen, in Ökologie, einschließlich Umweltökologie, in Genetik und Verhaltensbiologie herangezogen wird.

Von Prof. Dr. Ernst Mayr erschien ferner:

Artbegriff und Evolution

Aus dem Englischen übertragen von Prof. Dr. Gerhard Heberer, unter Mitarbeit von Prof. Dr. Georg H. W. Stein. 1967. 617 Seiten, 65 Abb., 42 Tab., Leinen 94,— DM

„Es ist beeindruckend, welche Fülle von Material in diesem Buch verarbeitet wurde und zu einer Gesamtschau unserer Erkenntnisse im Bereich der Evolutionsbiologie zusammengefaßt werden konnte. Wir haben dem Autor zu danken für seine ausgezeichnete Arbeit, deren Studium für jeden Biologen unerläßlich ist und die eine der gründlichsten und umfassendsten Publikationen der Evolutionsforschung bleiben wird." Theoretische und angewandte Genetik

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Mammals

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

40. BAND · HEFT 5

OKTOBER 1975





VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Inhalt

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts and by Current Contents (Series Agriculture, Biology and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

Dieses Heft enthält zwei Beilagen des Verlages Paul Parey

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

Herausgeberschaft und Schriftleitung: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Herrn Prof. Dr. Manfred Röhrs, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule, 3000 Hannover, Bischofsholer Damm 15. Korrekturfahnen bitten wir z. Hd. Herrn Prof. Dr. Harald Schliemann, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität, 2000 Hamburg 13, Papendamm 3, zurückzusenden.

Manuskripte: Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen, sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse von wenigen Zeilen in deutscher und englischer Sprache sowie eine englische Übersetzung des Titels beizufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerokopie, Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe der von der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH abgeschlossenen Gesamtverträge zu behandeln.

Sonderdrucke: Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 148,— DM zuzügl. amtl. Postgebühren. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 27,20 DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden.

Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Z. Säugetierkunde 40 (1975), 5, S. 261—324
ISSN 0044—3468 / ASTM-Coden: ZSAEA 7 40 (5), 261—324 (1975)

Über einige Besonderheiten der Formbildung und der geographischen Verbreitung der Rennmaus, *Meriones (Pallasiomys) meridianus* Pallas, 1773, in den Wüsten Mittelasiens[1]

Von W. G. Heptner †

Eingang des Ms. 18. 3. 1975

In einem Großteil der ariden Zone Asiens ist eine Art der Unterfamilie Gerbillinae – *Meriones (Pallasiomys) meridianus* Pallas, 1773 – verbreitet. Es handelt sich um ein kleines Säugetier von 120 mm KRL (in Turkestan) und sandgelber Farbe. Die Länge des Schwanzes ist der KRL gleich, bei einigen Unterarten ist er etwas länger oder kürzer; die Bullae osseae sind von mittlerer Größe. Eine wichtige biologische Eigenart dieser Rennmaus ist, daß sie typisch psammophil ist und Sandbiotope mit geringer Vegetation bevorzugt. Sie ist deshalb eine der individuenreichsten Wüstenarten und vor allem in der Epidemiologie von großer praktischer Bedeutung.

Das Areal dieser Art zieht sich im Westen von der Kalmückensteppe am rechten Ufer der Wolga bis fast nach Peking im Osten hin. Im Norden ist es an der Wolga bei etwa 49° n. Br. begrenzt, erstreckt sich bis Nordafghanistan und Nordostpersien und reicht vom Tuvinischen Gebiet und den großen Seen der Mongolei bis zu den Südgrenzen von Takla-Makan, die Gobi und Zaidam. Ganz unerwartet wurde diese Rennmaus vor einigen Jahren im äußersten Süden Transkaukasiens an den Ufern des Araxes entdeckt. Hier liegt ein isoliertes Verbreitungsgebiet, denn im größten Teil des Iran – die nordöstlichen Teile ausgeschlossen – und in der Türkei fehlt diese Art (Heptner 1940; Misonne 1959; Lay 1967).

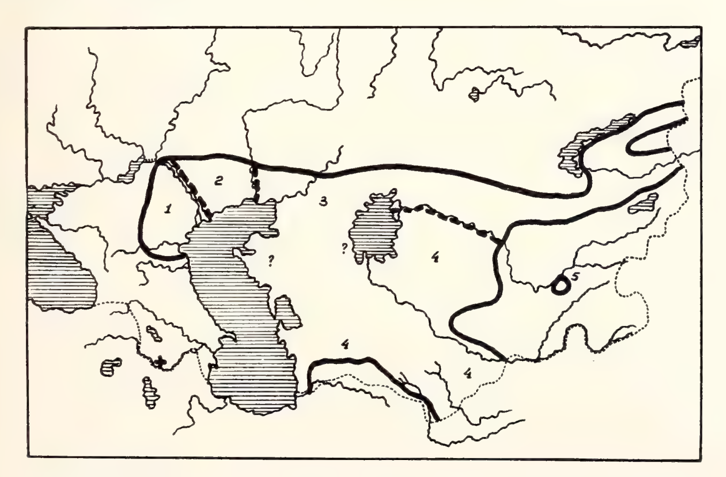


Abb. 1. Das Areal von *Meriones meridianus* in der UdSSR. Areale der Unterarten: 1 – *nogaiorum,* 2 – *meridianus,* 3 – *massagetes,* 4 – *pennicilliger,* 5 – *zhitkovi*

[1] Nr. XVI meiner Notizen über die Gerbillinae (Mammalia, Rodentia).

Z. Säugetierkunde 40 (1975) 261—269

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Im riesigen Verbreitungsareal bildet diese Rennmaus eine Reihe von Unterarten, von denen manche scharf differenziert sind.

Einige bewohnen gänzlich isolierte Flächen der Sandwüsten. Im ganzen handelt es sich wohl um 10 Formen. In den weiteren Ausführungen gehe ich auf die geographische Variabilität der Unterarten in den Grenzen des Kaspischen Gebietes, Turkestans und Kasachstans — ohne Semiretschje im Osten — ein. Hier sind 5 Formen zu unterscheiden, die einer nördlichen oder einer südlichen Gruppe zugeordnet werden können.

Zur ersten gehören die Unterarten, bei denen die Schwänze im Durchschnitt kürzer als die KRL sind, keine Quasten aus dunklen Haaren an ihren Enden haben, und bei denen die Bullae tympani kleiner sind (der Teil vor dem Meatus auditorius berührt den Proc. zygom. squamosi nicht). Die Schädelkapselbreiten mit den Bullae sind durchschnittlich nicht größer als die Jochbogenbreiten.

Bei der zweiten, südlichen Gruppe ist ein Schwanz vorhanden, der im Durchschnitt länger als die KRL ist; am Ende des Schwanzes ist eine gut entwickelte Quaste aus dunklen Haaren vorhanden, die Bullae tympani sind größer und der Teil der Bullae vor dem Meatus auditorius berührt den Jochbogen. Die Breite der Schädelkapsel mit Bullae ist durchschnittlich größer als die Jochbogenbreite.

Die erste, nördliche Gruppe

1. *M. (P.) m. nogaiorum* Heptner, 1927[2]

Die Körper- und Schädelgröße ist verhältnismäßig groß, die Länge des Schwanzes macht im Durchschnitt ca. 93 % der KRL aus (n = 47). Das durchschnittliche Gewicht ist 77 g (n = ca. 600). Die Färbung ist recht dunkel mit Nußfarbton (nah tawny-olive. Ridgway XXXIX). Verbreitung: Rechtes Ufer der Wolga-Kalmückensteppen, die Steppen des nordöstlichen Ziskaukasiens im Süden bis zum Terek. Es handelt sich um eine scharf charakterisierte Unterart.

2. *M. (P.) m. meridianus* Pallas, 1773

Die KRL und die Schädelmaße sind etwas kleiner, der Schwanz etwas kürzer; durchschnittlich ca. 88 % der KRL (n = 25). Das Gewicht beträgt im Durchschnitt 64 g (n = ca. 700). Die Färbung ist sehr hell, etwa sandgelb.

Verbreitung: Das Gebiet zwischen den Unterläufen der Wolga und des Flusses Ural (Wolga-Ural-Steppe).

Unterscheidet sich sehr scharf von *M. m. nogaiorum,* ohne Übergangsexemplare.

3. *M. (P.) m. massagetes* Heptner, 1933

Diese Form steht der Nominatform sehr nah, aber die Gesamtfärbung ist etwas heller. Es ist die hellste Unterart von allen fünf.

Verbreitung: Das Gebiet zwischen dem Uralfluß und dem Nordosten des Aralsees, auch weiter östlich. Die südliche Grenze zwischen dem Kaspisee und dem Aralsee ist nicht festgelegt. Östlich vom Aralsee geht diese Form nicht über den Syr-Darja nach Süden. Diese Unterart und ihre Beziehungen zur Nominatform sind noch nicht gänzlich geklärt. Die Individuen aus der Wüste am Aralsee unterscheiden sich von denen

[2] Näheres zu den Charakteristika genannter Formen (außer *dahli*) s. Heptner 1927, 1933, 1936, 1968.

aus der Wolga-Ural-Steppe gut. Aber Merkmale der westlichen Tiere im Gebiet des linken Uralufers und der Emba sind wenig bekannt. Wahrscheinlich ist ein Teilgebiet zwischen dem Ural und den am Aralsee liegenden Wüsten (Terra typica — N. O. vom Aral) das Gebiet des klinalen Überganges zwischen beiden Formen.

Unterschiede zur südlichen Nachbarform *M. (P.) m. pennicilliger* sind sehr scharf.

Die zweite, südliche Gruppe

4. *M. (P.) m. pennicilliger* Heptner, 1933

Die Körper- und allgemeinen Schädelmaße entsprechen den Unterarten *meridianus* und *massagetes*, aber die Länge des Schwanzes ist etwas größer als die KRL (103 %/0 bei n = 16), und die Bullae tympani sind größer. Es handelt sich um eine der hellsten turkestanischen Formen von blasser, sandgelber Färbung. Die Quaste am Schwanzende ist schwarz und gut entwickelt. Sie nimmt ungefähr ein Viertel oder ein Fünftel der Schwanzlänge ein.

Verbreitung: Hauptareale der Sandwüsten Turkestans (Kara-Kum, Kyzyl-Kum und einige Sandmassive am rechten Ufer des oberen Amu-Darja); nicht im Ferganatal!

Es handelt sich um eine scharf ausgeprägte Form. Die Merkmale dieser Unterart liegen rein morphologisch gesehen auf Artniveau. Ich habe keine Exemplare gesehen, die in den Merkmalen zu Individuen der geographisch benachbarten Unterart der ersten Gruppe überleiten. Deutlich sind auch die Unterschiede zu den im folgenden genannten Unterarten dieser Gruppe.

5. *M. (P.) m. zhitkovi* Heptner, 1933

Die Größe entspricht *pennicilliger*, aber der Schwanz ist durchschnittlich etwas länger (115 %/0 bei n = 26), die Bullae tympani sind etwas kleiner. Die Färbung ist dunkel, gräulich mit Einmischung von Gelb. Die Farbe des Schwanzes ist hellgelb wie bei *pennicilliger*. Sie unterscheidet sich scharf von der Farbe des Rückens. Die schwarze Schwanzquaste ist etwas größer als bei *pennicilliger*.

Verbreitung: Die Sandmassive des Ferganatales. Das Areal dieser Reliktform ist der Größe der Sandflächen des Ferganatals entsprechend sehr klein und beträgt wahrscheinlich einige hundert Quadratkilometer.

Die Unterart *zhitkovi* ist offensichtlich ein Derivat der Form *pennicilliger*, bei dem nur die Färbung der Körperoberseite verändert wurde. Für *M. (P.) m. zhitkovi* ist außer der allgemein dunklen Färbung der Kontrast zwischen Rückenfärbung und Schwanzfärbung charakteristisch. Alle anderen Unterarten haben dieselbe Färbung des Schwanzes und des Rückens. Individuen, die in den Merkmalen von *zhitkovi* zu *pennicilliger* überleiten, sind mir unbekannt.

Insgesamt können wir also einen allmählichen Übergang einer Unterart in die andere sowohl im systematischen als auch im geographischen Sinn nur für die Formen *meridianus* und *massagetes* annehmen.

Eine besondere Situation bietet *M. (P.) m. dahli* Schidlowski, 1955. Diese Unterart befindet sich weit entfernt vom bisher betrachteten Territorium an der südlichen Grenze Transkaukasiens. Sie gehört zur zweiten, südlichen Gruppe und nicht zur nördlichen, deren westliche Form *nogaiorum* ihr territorial am nächsten liegt. Es ist die dunkelste Form dieser Art, bedeutend dunkler als *zhitkovi*. Die Frage nach ihrer Verbreitung und ihrem Ursprung soll hier nicht erörtert werden. Sie scheint mit der Geschichte des Kaspisees verbunden zu sein.

Tabelle

Unterarten und allgemeine Charakteristik ihrer Färbung	Flächenprozentanteil von schwarzen Sandkörnern in der Sandprobe
nogaiorum (1) recht dunkel, Nußfärbung	24,0 %
meridianus (2) sehr hell und grell, sandgelb	2,6 %
massagetes (3) sehr hell und blaß, hellste Unterart	2,6 %
pennicilliger (4) hell und blaß, sandgelb	17,0 %
zhitkovi (5) dunkel, gräulich, die dunkelste der turkestanischen Formen	42,0 %
dahli (6) sehr dunkel, die dunkelste Unterart der Art	76,0 %

Die Farbe des Sandes wird durch die Auszählung der schwarzen und weißen Sandkörner im Gesichtsfeld des Binokulars bestimmt (Abb. 2). Die Bestimmung der Färbung mit Fotokalorimetern ergibt gleiche Verhältnisse.

Rein morphologische Eigenheiten einiger analysierter Formen machen den Eindruck von Unterschieden spezifischen Ranges. Im weiteren sollen Besonderheiten der Färbung der genannten Unterarten in Zusammenhang mit Charakteristika ihrer Verbreitungsareale besprochen werden.

Die Sandwüsten der angesprochenen ariden Zone unterscheiden sich durch viele Eigenschaften. Vor allem ist die Färbung der Sande unterschiedlich. So macht der Blick auf die Sande des Ferganatals, wenn man sich an die Farbe der Kara-Kum-Sande gewöhnt hat, den subjektiven Eindruck eines düsteren Tages, sogar bei heller turkestanischer Sonne. In der Färbung der Unterarten gibt es überraschende Übereinstimmungen mit der Gesamtfärbung der Sande der jeweiligen Landschaft (s. Tabelle und Abb. 2). Diese Übereinstimmung von Färbung der Tiere und Tönung des Substrates, auf dem sie leben, ist nichts Neues und wurde schon mehrmals beschrieben. Charakteristisch ist hier jedoch die ausgedehnte spezifische Verbreitung dieses Phänomens auf dem gewaltigen Verbreitungsareal dieser Art.

Abb. 2. Die Verteilung der schwarzen (dunklen) Körner des Sandes in Proben aus Terrae typicae verschiedener Unterarten von *Meriones meridianus*. 1 – *nogaiorum*, 2 – *meridianus*, 3 – *massagetes*, 4 – *pennicilliger*, 5 – *zhitkovi*, 6 – *dahli*

Die geographische Verbreitung und systematische Unterteilung dieser Rennmaus in den ariden Zonen der UdSSR wird weiterhin in starkem Maße durch die großen Flüsse dieser Gebiete bestimmt. Von Norden nach Süden und umgekehrt durchqueren Wolga, Ural, Amu-Darja und Syr-Darja das Areal. Weiter im Osten sind es die Flüsse Tschu, Ili und andere, die durch die Wüste Sargy-Ischick-Otrau in den Balchaschsee fließen. Die Flüsse und deren Täler sind für Rennmäuse unüberwindliche Ausbreitungsschranken. Einige Flüsse dienen deshalb als scharfe, im direkten Sinne des Wortes lineare Grenzen der Areale einiger Unterarten. Wenn manche Flußschranken trotzdem überwunden wurden, so hat das mit bestimmten historischen Veränderungen der Landschaften zu tun. Einige Sandmassive sind außerdem durch Wüsten und Halbwüsten mit festem Substrat (Ton- oder Lößboden) getrennt, die von Individuen der Art *M. meridianus* nicht bewohnt werden. Auch Kulturgebiete (Oasen) werden nicht besiedelt.

Von größtem Interesse ist die Grenze, welche die Wolga darstellt. Sie trennt die Unterarten *nogaiorum* und *meridianus* voneinander. Letztere wird im Süden durch den Terek begrenzt. Die Arealgrenze der Nominatform ist im Osten der Uralfluß. Vom morphologischen Standpunkt aus ist die Isolation dieser Unterart hier nicht so radikal. Der Syr-Darja trennt die Unterarten *massagetes* und *pennicilliger*. Die Form *zhitkovi* ist von den Nachbarformen, auch von ihrer Ausgangsform *pennicilliger* durch ein großes (nicht weniger als 100 km langes) Territorium mit festem Boden isoliert. Ihr Vorkommen in Fergana hat reliktären Charakter. Im Zusammenhang mit der Kultivierung dieses Gebietes ist sie hier auf dem Wege des Aussterbens.

Es entsteht natürlich die Frage, wie eine so ausgesprochen östliche Art wie *M. meridianus* so weit nach Westen vordringen und solche Schranken wie den Uralfluß und besonders die Wolga überwinden konnte. Die Erklärung finden wir in einigen Besonderheiten der Geschichte des Kaspisees und der Gebiete, die nördlich davon liegen. Ohne auf Einzelheiten der komplizierten erdgeschichtlichen Ereignisse einzugehen, die hier im Pleistozän und Holozän vor sich gingen, ist es notwendig, auf bedeutende Veränderungen der Grenzen und Flächen des nördlichen Teils dieses gewaltigen Sees (Transgressionen und Regressionen) und auf die Veränderungen der Stromrichtung einiger Flüsse hinzuweisen.

Am wichtigsten scheint die Verlagerung des Strombettes der Wolga zu sein. In einer bestimmten Periode des Pleistozäns floß die Wolga bedeutend westlicher und südlicher als jetzt. Dasselbe gilt für die Mündung in den Kaspisee. Ihr Strombett war von Wolgograd an fast gerade nach Süden gerichtet; sie floß am Fuß des Abhanges der sogenannten Jergeni, dem östlichen Abhang der hohen Wasserscheide des Dons und der heutigen Wolga, entlang. Die Kette der Sarpa-Seen, die am Fuß der Jergeni entlangzieht, ist die Spur des Strombettes dieser Ur-Wolga.

Deswegen konnten Arten, die durch das Flachland des nördlichen Seeufers nach Westen wanderten, frei in die heutigen Kalmückensteppen eindringen und sie besiedeln. Sie müssen das linke Ufer der Ur-Wolga erreicht haben. Die Verlagerung der Wolga in ihr heutiges Strombett von Wolgograd an, d. h. südöstlich, geschah schnell, und die Kalmückensteppen mit ihrer ganzen Fauna, darunter auch *M. meridianus*, gerieten auf diese Weise auf das rechte Ufer der heutigen Wolga. Das führte zur völligen Isolierung von jener Population, die am linken Ufer der Wolga, zwischen ihr und dem Ural, verblieben war. Dann ging die Formbildung zu beiden Seiten des Flusses in völliger Isolation vor sich. Am rechten Ufer schien das Tempo schneller gewesen zu sein *(nogaiorum)*.

Das Gesagte bezieht sich nicht nur auf die beschriebene Art, sondern auch auf eine Reihe von anderen östlichen turanischen Elementen, die am rechten Ufer der Wolga, größtenteils durch besondere Formen, vertreten sind. Es sind *Dipus sagitta*

(nogai), Allactaga elater (kizljariens), Alactagulus pumilio (dinniki), Scirtopoda telum (turovi), Meriones tamariscinus (ciscaucasicus), und es bezieht sich auch auf einige Reptilien u. a. Formen.

Die östlichen Formen scheinen auf ihrem Weg nach dem Westen den Ural auch auf diese Weise überwunden zu haben. Der Ural stellt keine so mächtige Schranke dar wie die Wolga, ist aber für eine Reihe von östlichen Arten unüberwindlich. Der Ural floß ähnlich wie die Wolga in der Vergangenheit in dem mehr westlichen, jetzt trockenen Flußbett (Kuschumskaja Protoka). Jedoch ist das Territorium, das er an sein rechtes Ufer „übertrug", bedeutend kleiner als jenes, das die Wolga „übertragen" hat.

Kürzlich (Smirin 1960; Lobachev und Shenbrot 1972) wurde eine ähnliche Ausbreitung, eine Art Modell auf kleinerem Territorium, weit am Unterlauf des Syr-Darja gefunden. Wie gesagt, trennt der Syr-Darja die Unterarten *massagetes* (am rechten Ufer) und *pennicilliger* (am linken Ufer). Aber auf einem kleinen Territorium des linken Ufers, ganz nahe am Aralsee, gibt es ein kleines isoliertes Areal von *M. m. massagetes.* Es entstand durch die Wendung des Unterlaufs des Flusses nach Norden. Das Territorium, das die Unterart *massagetes* bewohnt, ist am linken Ufer vom Süden her durch ein altes, trockenes Flußbett des Syr-Darja begrenzt und liegt auf diese Weise im Dreieck zwischen zwei Flußbetten[3]. Für die Unterart *massagetes* wird dadurch der Weg in die Kyzyl-Kum-Wüste potentiell frei, in das Gebiet, das von *M. m. pennicilliger* bewohnt wird. Man kann sich vorstellen, daß Fälle, in denen Flüsse selbst Arten (faunistische Komplexe) an andere Ufer „übertragen", nicht sehr selten sind.

In diesem Zusammenhang ist bemerkenswert, daß solch ein mächtiger Strom wie der Amu-Darja im erwähnten Sinne keine Bedeutung hat. Das bezieht sich vor allem auf *M. meridianus.* Zu beiden Seiten des Flusses, d. h. in den großen Wüsten Kara-Kum und Kyzyl-Kum, lebt eine Unterart *(pennicilliger),* und ich konnte keine Unterschiede zwischen beiden Populationen finden, auch nicht in anderen faunistischen Komplexen der Säugetiere an beiden Ufern des Amu-Darja; wenigstens nicht in solchen, die durch die isolierende Wirkung des Flusses zu erklären sind. Der Grund liegt wahrscheinlich darin, daß der Amu-Darja im Pleistozän und fast bis in historische Zeiten sein Bett stark änderte und in den transkaspischen Ebenen intensiv wanderte. Im Alt- und Mittelpleistozän, ungefähr in der Gegend der Stadt Termez, strömte der Amu-Darja nach Nordwesten, durch die südöstlichen und zentralen Teile der Kara-Kum-Wüste (Kelifski Usboj), floß das Kopet-Dag-Gebirge entlang und mündete in den Kaspisee[4]. Murgab und Tedschen waren seine linken Nebenflüsse. Erst später fand der Amu-Darja den Weg nach Norden. In verschiedenen Perioden des Mittel- und Jungpleistozäns mündete er in die Ssary-Kamysch-Niederung (Ssary-Kamysch-Delta). Von hier aus strömte er später nach Südwesten, verlief südlich vom Bolschoi Balchan-Gebirge und mündete in den Kaspisee. In der Zeit nach Bildung des Aralsees floß der Amu-Darja in Richtung Aralsee in seinem Unterlauf östlicher als jetzt (Aktscha-Darja) durch den nordwestlichen Teil der heutigen Kyzyl-Kum-Wüste. Der heutige untere Amu-Darja und sein Delta (Aralisches Delta) und der Aralsee sind verhältnismäßig jung (Jungpleistozän) (Kes 1939; Tolstov und Kes 1960).

Auf diese Weise ergaben sich im Pleistozän verschiedene Möglichkeiten breiter Kontakte zwischen den heute streng isolierten Kara-Kum- und Kyzyl-Kum-Wüsten. Sogar solch charakteristische Gebiete der heutigen Kara-Kum-Wüste wie ihr Zentral-

[3] Es handelt sich um das Deltagebiet und nicht um die großen, trockenen Flußbetten des Ur-Syr-Darja (Kuwan-Darja und Dschany-Darja) im Norden der Kyzyl-Kum-Wüste.

[4] In dieser Richtung verläuft heute der große Kara-Kum-Kanal.

teil und die Trans-Ungus-Wüste (Saungusskije Kara-Kumy) waren von der Kyzyl-Kum-Wüste nicht isoliert.

Zum Schluß noch einige Bemerkungen über die Eigenschaften einiger Unterarten, die für das Verständnis des Begriffes „subspecies" Bedeutung haben.

1. *Der Karyotyp:* Alle untersuchten Formen der Art (*massagetes* wurde nicht untersucht) haben die Chromosomenzahl (2 N) 50, und die Grundzahl (N F^a) 78. Alle haben 5 metazentrische, 8 submetazentrische und 11 Paare akrozentrische Chromosomen. Nach Form und Größe sind die Autosomen aller Formen identisch, nur bei *M. m. nogaiorum* sind die Schenkel des III., V., VIII. und IX. Chromosoms ein wenig länger. Bei den Heterochromosomen findet man dagegen in einigen Fällen beträchtliche Unterschiede, nämlich im Y-Chromosom. Bei allen Formen ist dieses Chromosom von mittlerer Größe — bei *dahli* und *meridianus („heptneri")* ist es submetazentrisch, bei *pennicilliger* subtelozentrisch, aber bei *nogaiorum* akrozentrisch (Abb. 3). Das X-Chromosom ist bei den untersuchten Formen submetazentrisch. (Woronzov und Korobitsina 1969; Korobitsina 1969; Orlov 1969).

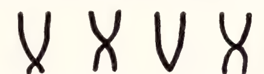


Abb. 3. Typische Formen des Y-Chromosomen einiger Formen von *Meriones meridianus. Von links nach rechts: dahli, nogaiorum. meridianus („heptneri"), pennicilliger* (nach Korbitsina 1969)

Besonders auffallend ist die eigenartige Form des Y-Chromosoms bei *nogaiorum.* Diese Form kreuzt sich frei mit *M. m. meridianus* (linkes Ufer der Wolga), und die Hybriden (wenigstens F^1 und F^2) sind fertil (Levi et al. 1963). Bemerkenswert ist auch die identische Form des Y-Chromosoms der geographisch und besonders morphologisch weit voneinander entfernten Formen *dahli* (Süd-Transkaukasien) und *meridianus („heptneri")* (Wolga-Ural-Steppe). Zwischen ihnen befindet sich nicht nur eine Lücke im Artareal (Ost-Transkaukasien), sondern auch das Areal von *M. m. nogaiorum.*

2. *Die Pestresistenz:* Die Rennmaus spielte eine Rolle für das Erhaltenbleiben der Pest im Gebiet zwischen den Flüssen Wolga und Ural (jetzt ist die Pest unter den Nagern liquidiert). Deshalb wurden besonders die Unterarten *nogaiorum* und *meridianus* äußerst intensiv auf ihre physiologischen Eigenschaften hin untersucht. Bei ihnen wurden Unterschiede im Sauerstoffverbrauch, im Hämoglobin- und Eisengehalt des Blutes und im Gehalt an Ascorbinsäure in den Nebennieren festgestellt. Weiterhin sind Körpertemperatur, optimale Temperatur und morphologische Eigenschaften wie Hautdicke und Bau des Haarkleides unterschiedlich.

Den merkwürdigsten Unterschied findet man allerdings bei beiden Formen in der Pestresistenz. Daß sich verschiedene Populationen einer Art in dieser Hinsicht unterscheiden können, ist bekannt. In unserem Fall ist aber der Unterschied außerordentlich groß. Die Empfindlichkeit der Form *nogaiorum* ist 100 000mal größer als die von *meridianus.* Während für die erste die letale Dosis (LD 50) eines Stammes 50 und des anderen 20 Mikroben beträgt, sind für die anderen die entsprechenden Dosen 5 000 000 und 2 000 000 Mikroben. Diese Eigenschaft ist genetisch fixiert. Bei Kreuzungen der genannten Unterarten in verschiedenen Kombinationen ist bei den Hybriden der Index ungefähr intermediär oder näher zu *M. m. nogaiorum* (Leve 1963; Kalabukhov 1965). Entsprechend ihrem Resistenzgrad ist die Rolle beider Formen in den eventuellen Epizootien verschiedener Teile des Artareals auch unterschiedlich. Diese letzten Angaben zeigen, wie stark sich geographisch benachbarte und morphologisch nahe stehende Unterarten einer Art in anderen Merkmalen unterscheiden können.

Zusammenfassung

Das Verbreitungsareal der Rennmaus *Meriones meridianus* in den Wüsten Mittelasiens wird beschrieben. Die 5 Unterarten lassen sich einer nördlichen *(nogaiorum, meridianus, massagetes)* und einer südlichen *(pennicilliger, zhitkovi)* Gruppe zuordnen. Auch die 6. Subspecies *M. m. dahli* von der südlichen Grenze Transkaukasiens muß zur südlichen Gruppe gezählt werden, obwohl territorial der Form *nogaiorum* am nächsten. Die Unterarten werden charakterisiert. Über das gesamte Verbreitungsgebiet von *M. meridianus* stimmen die Färbungsunterschiede der Subspecies mit den Sandtönungen der Biotope überein.

Geomorphologische Veränderungen in Mittelasien, insbesondere Verlagerungen der großen Ströme werden erwähnt und mit der momentanen Aufspaltung in Unterarten in Zusammenhang gebracht. Ferner werden karyologische Unterschiede der Formen aufgezeigt und auch auf Unterschiede in der Pestresistenz hingewiesen.

Summary

On some peculiarities in the development of subspecies and their geographical distribution of Meriones (Pallasiomys) meridianus Pallas, 1773 in the Middle Asiatic deserts

The distribution area of *Meriones meridianus* in the deserts of Middle Asia is discribed. There are 5 subspecies which can be classified into a northern *(nogaiorum, meridianus, massagetes)* and a southern group *(pennicilliger, zhitkovi)*. Also the 6th subspecies *M. m. dahli* from the southern border of Transkaukasia must be regarded as belonging to the southern group although, from a territorial viewpoint, it is next to *nogaiorum*. The subspecies are characterized. Within the whole distribution area of *M. meridianus* the different colours of the subspecies harmonize with the sand shadings existing in their environment.

Geomorphological transformations in Middle Asia, especially the displacements of the great streams are mentioned and discussed in connection with the momentary splitting of the species *M. meridianus* into subspecies. Furthermore karyologic differences in the subspecies and their respective resistences against pest are mentioned.

Literatur

Heptner, V. G. (1927): Notes on Gerbills (Gerbillinae). I. On Gerbills inhabiting the region between the rivers Ural and Terek. Mat. on the determination of the fauna of the Lower Volga Region **1**, 29—37 (russ.).

— (1933): Notizen über die Gerbillinae (Mammalia, Muridae). V. Diagnosen von einer neuen Gattung und neun neuen Unterarten aus Turkestan. Z. Säugetierkunde **8**, 150—155.

— (1936): Gerbillinae. In Vinogradov, B. S.; Heptner, V. G.; Argyropulo, A. I. (eds.): Rodents of the Central Asiatic Part of the UdSSR. pp. 123—185. Moscow-Leningrad (russ.).

— (1940): Fauna der Gerbillidae (Mammalia, Glires) Persiens und die tiergeographischen Eigenheiten der kleinasiatisch-irano-afghanischen Länder. Nouv. Mém. de la Soc. des Naturalistes de Moscou **20**, 71 S. (russ.-deutsch).

— (1968): Einige mit der Subspecies-Konzeption verbundene theoretische Probleme. Archives du Musée Zool. de l'Univ. de Moscou **10**, 3—36 (russ.).

Kalabukhov, N. I. (1965): Adaptive peculiarities of two geographical forms of the gerbil *Meriones meridianus* Pall. Zool. Zhurn. **44**, 1048—1062 (russ.).

Kes, A. S. (1939): Das Flußbett Usboj und seine Entstehung. Arbeiten (Trudy) des geograph. Inst. der Akad. Wiss. UdSSR **30**, 113 S. (russ.)

Korobitsina, K. V. (1969): Intraspecific variability of chromosomes of some species of gerbils (*Meriones*, Cerbillinae, Cricetidae, Rodentia). The Mammals (Evolution, Karyology, Taxonomy, Fauna), 117—120 (russ.).

Lay, D. M. (1967): A study of the Mammals of Iran. Fieldiana: Zoology **54**, 282 p.

Levi, M. I. (1973): Comparative immunological investigations and the problems of the evolution of some Gerbil (Gerbillinae) populations. J. Gen. Biol. **34**, 147—153 (russ.).

Levi, M. I.; Zinin, P. S.; Shtelman, A. S.; Shiryaev, D. T.; Mironov, N. P.; Chikrizov, F. D. (1963): Hereditary transmission of plague resistence in *Pallasiomys meridianus*. Bull. exper. Biol. and Med. **46**, 75—79 (russ.).

Lobacher, V. S.; Shenbrot, G. I. (1972): An isolated population of great jerboa *Allactaga jaculus* (Mammalia, Dipodidae) on the left bank of Syrdarya. Zool. Zhurn. **51**, 156—157 (russ., engl. Zus.).

Misonne, X. (1959): Analyse zoogeographique des mammifères de l'Iran. Inst. R. Sc. nat. de Belgique Mémoires **59,** 158 p.
Orlov, V. N. (1969): The chromosome complements of some species of *Meriones* from Armenia. The Mammals (Evolution, Karyology, Taxonomy, Fauna), 121—122 (russ.).
Smirin, W. M. (1960): Über die Verbreitung einiger Säugetiere in dem Syr-Darja-Delta. Bull. Soc. Natur de Moscou **65,** 136—137 (russ.).
Tolstov, S. P.; Kes, A. S. (1960): Unterlauf der Amur-Darja, Ssary-Kamysch, Usboj. Materialien der Choresm-Expedition. Ethnogr. Inst. Geogr. Inst. der Akad. Wiss. UdSSR, Moscau, 346 S. (russ.).
Vorontsov, N. N.; Korobitsina, K. V. (1969): The comparative karyology of the highest gerbills (Genera *Meriones* and *Rhombomys;* Gerbillinae, Rodentia). The Mammals (Evolution, Karyology, Taxonomy, Fauna), 111—116 (russ.).

Während der Drucklegung dieses Beitrages ist Herr Professor Dr. W. G. Heptner verstorben. Anfragen nach Sonderdrucken sollten an seine ehemalige Adresse, Zoologisches Museum, U 1 Gerzena 6, Moskau K — 9, UdSSR, gerichtet werden.

Vergleichende Riechschwellenbestimmungen bei neotropischen Chiropteren
(Desmodus rotundus, Artibeus lituratus, Phyllostomus discolor)

Von U. Schmidt

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bonn

Eingang des Ms. 20. 2. 1975

I. Einführung

Wegen ihres einzigartigen Orientierungssystems, der Echoortung, sind die Fledermäuse zum bevorzugten Forschungsobjekt vieler Sinnesphysiologen geworden. Während die Kenntnis des akustischen Systems recht umfangreich ist, befassen sich nur wenige Untersuchungen mit den anderen Sinnesorganen (Neuweiler 1966). Diesen Arbeiten läßt sich jedoch entnehmen, daß dem Gesichts- und Geruchssinn in vielen Lebensbereichen eine bedeutende Rolle zukommt (Suthers 1970). Da die Chiropteren eine sehr heterogene Ordnung sind, können allerdings keine generellen Aussagen gemacht werden. Die beiden Unterordnungen Megachiroptera und Microchiroptera unterscheiden sich durch ihre Orientierungsweise: Die Flughunde (Megachiroptera) besitzen, bis auf eine Ausnahme (Kulzer 1960), keine Ultraschallortung, sie orientieren sich hauptsächlich optisch (Neuweiler 1962); bei den Microchiropteren stellt die Echopeilung das Hauptorientierungssystem dar. Allerdings bilden die Microchiropteren

Z. Säugetierkunde 40 (1975) 269—298

ISSN 0044--3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

keine einheitliche Gruppe, sie haben sich in eine Vielzahl verschiedener Ernährungstypen aufgespalten: Einige erbeuten Insekten ausschließlich im Fluge, andere nehmen diese auch vom Boden auf (ROER 1969). In den Tropen findet man Fledermausarten, die sich von Früchten oder von Nektar und Pollen ernähren, solche, die Fische oder kleine Landwirbeltiere fangen, und andere, die nur vom Blut von Vögeln und Säugern leben. Bei vielen Arten ist es wahrscheinlich, daß das Auffinden und die Auswahl der Nahrung olfaktorisch erfolgt.

In Verhaltensversuchen mit Nilflughunden *(Rousettus aegyptiacus)* konnten MÖHRES und KULZER (1956) eine olfaktorische Orientierung zur Nahrungsquelle feststellen. Diese Tiere waren in der Lage, im Flug noch 100 mg Bananenmus zu lokalisieren. Auch konnten sie künstlichen Bananenäther vom Geruch der Bananen unterscheiden. Bei fruchtfressenden Microchiropteren liegen Beobachtungen von MANN (1951) vor. Er beschreibt, wie *Phyllostomus hastatus* unter dem Laub des Urwaldbodens verborgene Bananenstücke auffand. KOLB (1961) hat die Bedeutung des Geruchsorgans bei insektenfressenden Fledermäusen nachgewiesen. Verschiedene europäische Fledermausarten *(Myotis myotis, Eptesicus serotinus, Nyctalus noctula, Plecotus auritus* und *Pipistrellus nathusii)* waren imstande, lebende und abgetötete Insekten geruchlich aufzuspüren. Die größte Entfernung, in der *Plecotus* Insekten noch wahrnehmen konnte, betrug 20 cm. Es war diesen Tieren auch möglich, eine Auswahl zwischen genießbaren und ungenießbaren Insekten zu treffen. Nach KOLB (1973) soll *Myotis myotis* spezielle Laute (Riechlaute) besitzen, die Geruchsmoleküle von der Beute ablösen, um deren Konzentration in der Umgebung zu erhöhen.

Noch völlig ungeklärt ist die Rolle des Geruchssinnes im Sozialverhalten der Chiropteren. Zwar lassen eine Vielzahl von Drüsen, die an den unterschiedlichsten Körperstellen vorkommen (EISENTRAUT 1957), eine olfaktorische Beeinflussung des Verhaltens vermuten, doch fehlen jegliche experimentellen Hinweise. Für das Sekret der Nackendrüsen von *Pteropus* nimmt NELSON (1965) an, daß es zur Markierung des Territoriums dient. NEUWEILER (1969) konnte diese Angaben für die indischen Flughunde allerdings nicht bestätigen. Er diskutiert, daß der Duft dieses Sekretes die Synchronisation der Fortpflanzungsstimmung bewirkt. Wie KULZER (1958) bei der Aufzucht von *Rousettus* feststellen konnte, ist auch ein individuelles geruchliches Erkennen möglich. Wurden zwei Jungtiere von ihren Müttern getrennt und in ein Gazesäckchen gehüllt, so flogen die Weibchen jedes rufende Junge an: „Das Säckchen mit dem fremden Jungen wurde nur kurz beschnuppert und dann nicht mehr beachtet, das Säckchen mit dem eigenen Jungen dagegen intensiv bearbeitet. Auch die beiden Jungen erkennen die Muttertiere an ihrem Duft“ (cit. KULZER 1958). Letzteres fand KULZER (1962) auch bei *Tadarida condylura.*

Die wenigen anatomischen und histologischen Untersuchungen des olfaktorischen Systems der Chiropteren zeigen, daß Nase und Riechhirn bei den einzelnen Spezies sehr unterschiedlich ausgebildet sind. Aus volumetrischen Messungen an Fledermausgehirnen (STEPHAN und PIRLOT 1970; BARON 1973) geht hervor, daß nur bei den Megachiropteren der Bulbus olfactorius die gleiche Ausprägung besitzt wie bei den „basalen Insektivoren“ (STEPHAN 1967). Bei allen Microchiropteren ist das Riechhirn eine regressive Struktur, auch finden sich große Differenzen zwischen den Arten. Während insektivore Fledermäuse sehr kleine Bulbi olfactorii besitzen, sind diese bei nektar-, frucht- und blutfressenden Arten etwa doppelt so groß. Aber selbst bei den europäischen, insektenfressenden Fledermäusen zeigen sich Unterschiede. Schon GROSSER (1902) stellte bei *Rhinolophus* eine geringere Entwicklung der Nasenmuscheln als bei *Myotis* fest. Vergleichende histologische Untersuchungen des Riechepithels haben ergeben, daß sich beide Gattungen auch hinsichtlich der Riechzellendichte und der Gesamtzahl der Rezeptoren unterscheiden (KOLB und PISKER 1964;

KOLB 1971). *Rhinolophus ferrumequinum* besitzt ca. 27,4 Rezeptoren/mm^2 und *Myotis myotis* ca. 31,6 Rezeptoren/mm^2; die Gesamtzahl der Riechzellen wird bei *Rhinolophus* mit 1 963 000 und bei *Myotis* mit 5 949 000 angegeben.

In diesem kurzen Literaturüberblick wurden Arbeiten über die Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus)* ausgespart. – Es gibt keine Angaben in der Literatur, die sich auf das Riechvermögen der beiden anderen von mir untersuchten Arten, *Artibeus lituratus* und *Phyllostomus discolor* beziehen. Der morphologische Aufbau der Nase läßt jedoch bei ihnen einen scharfen Geruchssinn erwarten (KÄMPER und SCHMIDT, in Vorb.).

Desmodus ist eine der am besten untersuchten tropischen Fledermäuse. Als erster hat MANN (1960) bei volumetrischen Gehirnvergleichen festgestellt, daß die Bulbi olfactorii bei *Desmodus* besser entwickelt sind, als bei der insektenfressenden *Histiotus montanus* und der nektarsaugenden *Glossophaga soricina*. Nur die omnivore *Phyllostomus hastatus* besitzt ein größeres Riechhirn. MANN diskutiert auch die Bedeutung des olfaktorischen Sinnes für die Beutesuche: "y sobre todo su notable capacidad de encontrar a las gallinas encerradas en jaulas con paredes de bambú en la selva amazónica. En estos casos no existen ni siquiera posibilidades visuales que pueden guiarlo. Solamente estimulos olfactorios parecen reunir bajo tales condiciones los requisitos que pueden conducir a la detección de las victimas." Einen Hinweis darauf, daß bei der Auswahl der Beutetiere geruchliche Faktoren eine Rolle spielen, geben Beobachtungen von GREENHALL (1963, 1965). Er berichtet, daß Nacht für Nacht dieselben Rinder von Vampirfledermäusen angefallen wurden, während andere Tiere der gleichen Herde verschont blieben. Auch die Selektion bestimmter Menschen als Beute läßt sich nur durch olfaktorische Orientierung erklären (GOODWIN und GREENHALL 1961: "It seems that certain humans being singled out and bitten, while others that have slept unprotected in the same room at the same time are not molested). Auf die gleiche Weise ließe sich deuten, daß Vampire in gemischten Rinderherden einige Rassen (z. B. Schweizer Rinder) stark bevorzugen, während andere (Cebu) fast nie gebissen werden (SCHMIDT et al. 1970, 1971). Läßt man Vampirfledermäuse im Labor an Meerschweinchen fressen, so kann man beobachten, daß sie zuerst minutenlang an verschiedenen Körperregionen der Beute schnüffeln, ehe sie eine geeignete Bißstelle auswählen (SCHMIDT und GREENHALL 1972; GREENHALL 1972). Es ist möglich, daß bei dieser Auswahl neben thermischen und taktilen auch olfaktorische Eindrücke verarbeitet werden.

Die Funktion des Geruchssinnes im Sozialverhalten von *Desmodus* läßt sich noch nicht übersehen. Bei jeder Kontaktaufnahme zwischen zwei Tieren findet ein kurzes Beschnuppern statt (SCHMIDT und MANSKE 1973). Dies deutet darauf hin, daß sich die Tiere individuell am Geruch erkennen, das Geschlecht des Partners bestimmen, oder feststellen, ob es ein Mitglied der eigenen Kolonie ist.

Nur wenige physiologische Experimente liegen über das Riechvermögen der Vampirfledermäuse vor. In Voruntersuchungen zu dieser Arbeit wurden zwei *Desmodus* auf Buttersäure dressiert. Es zeigte sich, daß sie noch in der Lage waren, eine Konzentration von $7{,}8 \cdot 10^{-3}$ Vol.% wahrzunehmen; bei Menschen in einer ähnlichen Versuchssituation lag die Riechschwelle zwischen $1{,}5 \cdot 10^{-2}$ und $3{,}1 \cdot 10^{-2}$ Vol.% (SCHMIDT und GREENHALL 1971). Die Vampirfledermäuse konnten auch verschiedene Stoffe (Milchsäure, Essigsäure, Brenztraubensäure, Propionsäure, Buttersäure, Ameisensäure) geruchlich voneinander unterscheiden (SCHMIDT 1973).

Aus den beschriebenen Untersuchungen läßt sich entnehmen, daß der Geruchssinn im Leben der Vampirfledermäuse eine vielfältige Bedeutung besitzt. Um jedoch einen Eindruck von der Leistungsfähigkeit des olfaktorischen Systems zu gewinnen, ist es nötig, exakte Schwellenbestimmungen durchzuführen.

II. Methode

1. Prinzip der Versuchsanlage

Da bei diesen Untersuchungen der vergleichende Aspekt im Vordergrund steht, mußte eine Versuchsanlage entwickelt werden, mit der es möglich ist, Geruchsschwellen bei den verschiedensten Arten von Fledermäusen zu bestimmen. Wegen ihrer guten Lernfähigkeit und der agilen Fortbewegung auf dem Boden, ist es relativ einfach, Vampirfledermäuse auf einen Geruchsstoff zu dressieren (Schmidt und Greenhall 1971), bei anderen Fledermausarten ist die klassische Dressurmethode (Laufdressur) nur schwer oder überhaupt nicht anwendbar. (Über die Schwierigkeiten von Geruchsdressuren s. Bretting 1972.)

Um festzustellen, ob ein Tier Geruchsstoffe wahrnimmt, kann die Änderung der Atmung als Indikator herangezogen werden. Mit dieser Methode hat z. B. Fink (1965) nachgewiesen, daß Gänse ein Riechvermögen besitzen. Allerdings gewöhnen sich die Tiere sehr schnell an die Gerüche und schon nach wenigen Versuchen ist keine Atemänderung mehr festzustellen. Diesem Umstand ist es wohl zuzuschreiben, daß zur Schwellenbestimmung die Atemreaktion nie herangezogen wurde. Um die Gewöhnung an den Stimulus zu verhindern, wurde bei den hier beschriebenen Versuchen der Geruchsreiz mit einem elektrischen Schock gekoppelt. Dadurch erhält das olfaktorische Signal für das Tier eine negative Bedeutung und wird regelmäßig mit einer Atembeschleunigung beantwortet.

2. Olfaktometer

Optische und akustische Reize sind durch Linsen, Filter und elektronische Einrichtungen exakt darstellbar und ebenso genau registrierbar; olfaktorische Reize dagegen lassen sich nur mit einer relativ großen Fehlerbreite herstellen, und es gibt bisher kein Meßgerät, das die geringen Molekülmengen anzeigt, die unter Schwellenbedingungen auftreten. Dazu kommt, daß die menschliche Nase, z. T. bedingt durch die starke Adaptationsfähigkeit des Geruchsorganes, nur ein sehr grobes Instrument zur Beurteilung von Gerüchen ist. Diesen Schwierigkeiten muß bei der Entwicklung des wichtigsten Teils der Versuchsapparatur, dem Olfaktometer, Rechnung getragen werden.

Drei Variablen können im Olfaktometer verändert werden:

1. Die Qualität des Reizes ist durch die Geruchssubstanz gegeben. Da im Chemikalienhandel hochgereinigte Substanzen erhältlich sind, bietet diese Variable wenig Schwierigkeiten. Es muß jedoch berücksichtigt werden, daß Spuren anderer flüchtiger Stoffe, z. T. bedingt durch den Zerfall der Substanzen (z. B. Aldehyde → Säuren) in der Grundsubstanz vorhanden sind, und daß immer aus der Umgebung fremde Duftreize auftreten, die sich besonders im Schwellenbereich störend bemerkbar machen können.
2. Die Quantität des Reizes wird durch die Anzahl der Moleküle der Geruchssubstanz / cm^3 Luft ausgedrückt. Es kann dabei nur Bezug auf die Molekülmenge in der zugeführten Atemluft genommen werden, während über die Anzahl der Moleküle, die auf die Riechschleimhaut treffen, keine Aussage möglich ist.
3. Als dritte Variable spielt die zeitliche Darbietung des Reizes eine Rolle. Es kann zu unterschiedlichen Ergebnissen führen, ob eine Geruchsquelle kontinuierlich Moleküle abgibt, oder ob der Reiz nur kurzzeitig auftritt, wobei die Steilheit des Reizes von Bedeutung ist.

Bei den für Untersuchungen an Menschen und für Dressurversuche bei Tieren entwickelten Olfaktometertypen (Neuhaus 1953; Goldenberg 1967; Randebrock 1970; Bretting 1972) wird die mit Geruchsstoff gesättigte Luft über der konzentrierten Geruchssubstanz mit reiner Luft verdünnt. Mit dieser Methode ist die Erzeugung eines kontinuierlichen Luftstromes mit einer bekannten Menge an Geruchsmolekülen möglich, wie es für Geruchsdressuren benötigt wird. In Vorversuchen mit *Desmodus* wurde mit einem Olfaktometer dieses Typs experimentiert. Um Atemänderungen hervorzurufen, muß der Geruchsreiz das Tier plötzlich erreichen. Dafür ist ein Umschalten von einem geruchsfreien Luftstrom zu dufthaltiger Luft nötig. Jedes Umschalten ruft im System eine Druckänderung hervor, die sich am Ausströmstutzen als Änderung des Ausströmgeräusches (im Ultraschallbereich) bemerkbar macht. Die Fledermäuse wurden auf dieses akustische Signal konditioniert und reagierten mit starken Atemänderungen bei jedem Umschalten. Durch Verstopfen und Verkleben der Gehörgänge ließ sich diese unerwünschte Reaktion vermeiden, doch fand sich keine zuverlässige Methode, die Ohren reversibel zu verschließen. Eine permanente Ausschaltung des Gehörs wurde verworfen, da nicht abzusehen war, inwieweit die Elimination des dominierenden Sinnes dieser Tiere Langzeitversuche beeinflußt.

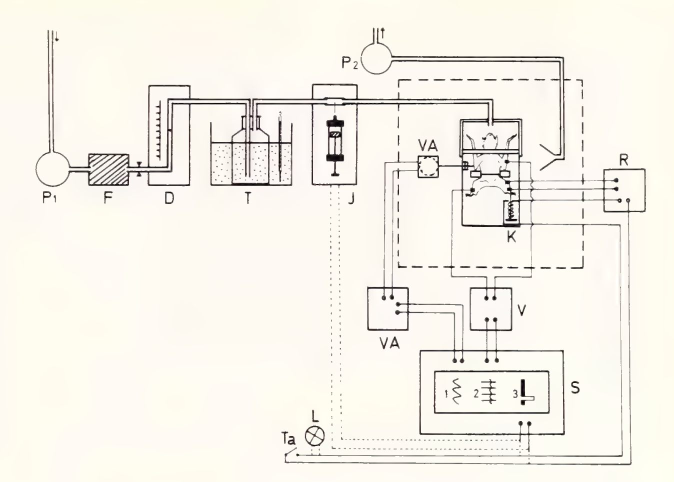


Abb. 1. Schema der Versuchsanlage: D = Durchflußmesser, F = Kohlefilter, J = Injektionseinrichtung, K = Kontakt, L = Kontrollampe, P_1 = Pumpe (Zuluft), P_2 = Pumpe (Abluft), R = Reizgerät, S = Mehrkanalschreiber (1: Atembewegung, 2: EKG, 3: Signalstrahl), T = Waschflasche in temperaturkonstantem Wasserbad. Ta = Taste, V = Verstärker, VA = Verlagerungsaufnehmer

Zur Erzeugung von kurzen Geruchsreizen für elektrophysiologische Untersuchungen wird häufig das „Spritzenolfaktometer" verwendet (Kafka 1970; Pfaffmann 1971; Behrend 1971; Mathews 1972). Dabei wird mit einer Injektionsspritze der gasförmige Geruchsstoff entweder direkt oder durch Injektion in einen Luftstrom dem Tier zugeführt. Um unterschiedliche Intensitäten zu erreichen, muß die flüssige Duftsubstanz verdünnt werden. Die Anzahl der Geruchsmoleküle läßt sich im Gaschromatographen bestimmen (s. Kafka 1970).

Für die Experimente mit Fledermäusen erwies sich das Spritzenolfaktometer als die einzig mögliche Methode, um Änderungen des Ausströmgeräusches bei Applikation des Duftstoffes so gering zu halten, daß eine Maskierung mit einer Geräuschquelle (Radio) ausreichte, Reaktionen auf akustische Signale zu verhindern. Die Zuluft wurde mit einer Membranpumpe von außen angesaugt, über ein Kohlefilter geleitet und durch einen regulierbaren Durchflußmesser (Rotameter) geschickt. Die Durchflußmenge betrug 5 ml/s. In einer nachgeschalteten Waschflasche, die sich in einem temperaturkonstanten Wasserbad befand, wurde die Luft auf eine gleichmäßige Temperatur (22° C) und Luftfeuchtigkeit gebracht. Der Geruchsstoff wurde mit einer Injektionseinrichtung in den Luftstrom injiziert. Mit Hilfe eines Hebelsystems gelang manuell ein erschütterungsfreier Vorschub der Spritze (0,5 ml Tuberkulinspritze) und des Stempels. Wegen des ausgezeichneten Gehörs der Fledermäuse war die Verwendung eines Elektromotors für den Vorschub nicht möglich. Über einen Schleifkontakt konnte der Verlauf der Injektion registriert werden. Die Geruchssubstanz (20 ml) befand sich in 50-ml-Schnappdeckelgläsern (temperaturkonstant). Aus der Gasphase wurde unmittelbar vor der Injektion die entsprechende Menge Geruchsstoff abgezogen. Bei den kritischen Versuchen wurden während 1 Sekunde 0,025 ml injiziert, wodurch ein Verdünnungseffekt von 1 : 200 auftrat. Die zuführenden Luftleitungen bestanden aus Glasröhren, die Kupplungsstücke aus Teflonschlauch. Wie die Versuche mit injiziertem Rauch zeigten, waren durch die Kupplungen genügend Turbulenzen im Luftstrom, so daß bei der Injektion eine intensive Durchmischung der Luft mit dem Geruchsstoff erreicht wurde. Die Geruchswelle benötigte 6 s von der Injektion bis zum Erreichen des Tieres. Die Luft über dem Versuchstier wurde abgesaugt (Abb. 1).

3. Registrierteil

Die Fledermaus war in eine Haltevorrichtung eingespannt; ihr Vorderkörper ragte in ein Plastikrohr, an dessen geschlossenem Ende, 5 cm vor dem Kopf des Tieres, die Ausströmöffnung des Olfaktometers endete. Eine Kunststoffplatte gewährleistete, daß der Abstand zwischen Ausströmstutzen und der Nase bei allen Tieren gleich blieb. Der Kopf des Tieres war so fixiert, daß die ausströmende Luft auf die Nase traf. Die gesamte Anlage war aus Trovidur-Kunststoff gefertigt und befand sich in einem Farraday-Käfig (Abb. 2). Als Registriergerät diente ein Flüssigkeitsstrahl-Oszillograph (Siemens Oszillomink E), der mit drei Schreibkanälen ausgerüstet war. Auf Kanal 1 wurden die Atembewegungen mittels einer Wippe, deren einer Arm sich unter dem Bauch des Tieres befand, und einem tastlosen Verlagerungsaufnehmer (Kaman Multi — Vit displacement measuring system) aufgezeichnet. Das EKG konnte mit Kupferelektroden, die am rechten Vorderarm und linken Unterschenkel angeschraubt wurden, unblutig abgeleitet werden (Kanal 2). Mit einem AC-DC Vorver-

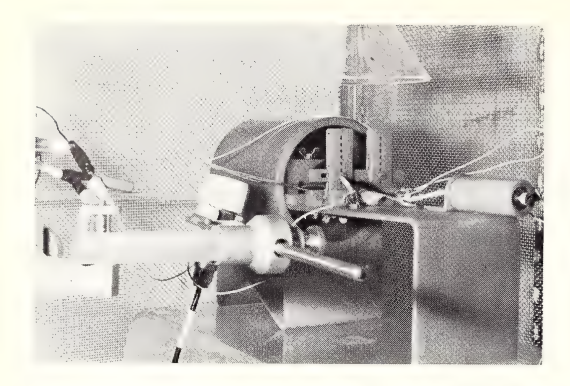


Abb. 2. Registrieranlage mit eingespanntem Versuchstier. Oben: Absaugtrichter; links: Verlagerungsaufnehmer; rechts: Kontakt. Unter dem Bauch der Fledermaus befindet sich ein Hebelarm, der über den Verlagerungsaufnehmer die Atembewegungen des Tieres registriert. Das rechte Bein ist am Kontakt befestigt. An diesem Bein sind auch die beiden Schockelektroden angeschraubt; am linken Bein eine EKG-Elektrode (die andere am rechten Flügel)

stärker (H. Sachs Elektronik) war es möglich, Störimpulse auszufiltern. Am rechten Unterschenkel waren zwei weitere Elektroden befestigt, die mit einem Reizgerät (H. Sachs Stimulator P) verbunden waren. Der Experimentator löste den Strafreiz durch eine Ferntaste aus; das Versuchstier konnte den Strafreiz beenden, bzw. verhindern, wenn es durch Anziehen des rechten Beines einen elektrischen Kontakt unterbrach. Eine Kontrollampe zeigte die Öffnung des Kontaktes an. Die zur Unterbrechung des Kontaktes benötigte Kraft war stufenlos einstellbar. Über ein Relais wurde die Injektion, der Strafreiz und die Kontaktunterbrechung auf dem Signalkanal 3 aufgezeichnet.

4. Wahl der Geruchssubstanzen

Vergleicht man die Literatur über Geruchsschwellenbestimmungen bei Tieren, so stellt man fest, daß die Autoren zwar die unterschiedlichsten Testsubstanzen verwendeten, z. T. im Hinblick auf ihre biologische Bedeutung (z. B. Blumendüfte bei Bienen, Schwarz 1955; Fettsäuren bei Hunden, Neuhaus 1953), daß jedoch von fast allen Experimentatoren aliphatische organische Verbindungen bevorzugt wurden (z. B. Insekten: Dethier und Yost 1951; Dethier 1954. Säugetiere: Neuhaus 1953, 1955, 1956; Ashton et al. 1957; Eayrs und Moulton 1960; Moulton und Eayrs 1960; Moulton et al. 1960; Gruch 1957; Bretting 1972. Mensch: Skramlik 1948; Goldenberg 1967). Um möglichst viele Daten aus der Literatur zum Vergleich heranziehen zu können, beschränkte ich mich bei der Auswahl der Geruchssubstanzen auf unverzweigte, aliphatische, organische Verbindungen. Sie unterscheiden sich erstens in der Kettenlänge und zweitens in der funktionellen Gruppe:

1. Carbonsäuren (Ameisensäure, Essigsäure, n-Propionsäure, n-Buttersäure, n-Valeriansäure)
2. Alkohole (Äthanol, Methanol, Propanol [1], Butanol [1])
3. Aldehyde (Formaldehyd, Acetaldehyd, Propanal, n-Butanal)
4. Ester (Essigsäureäthylester, Buttersäuremethylester)

Die Verdünnung der wasserlöslichen Substanzen erfolgte mit aqua dest., der fettlöslichen mit Paraffinöl (Uvasol®). Von allen Substanzen wurde der im Handel erhältliche höchste Reinheitsgrad (meist p. a.) verwendet. Bei *Desmodus* wurden alle 15 Geruchsstoffe getestet, bei den zum Vergleich untersuchten *Artibeus* und *Phyllostomus* jeweils Buttersäure, Propanal und Buttersäuremethylester. Diese 3 Stoffe wurden als Vergleichssubstanzen gewählt, da Buttersäure als Bestandteil des Schweißes und Methylbutyrat als sog. „Fruchtäther“ möglicherweise zu biologisch bedeutsamen Geruchsgruppen gehören, während Propionaldehyd biologisch indifferent sein sollte. Außerdem hatten alle drei Verbindungen bei den zuerst untersuchten Vampirfledermäusen niedere Schwellenwerte. Da methodisch bedingt immer ein Verdünnungseffekt von 1 : 200 auftrat, mußten intensiv riechende Substanzen verwendet werden, um auch Fledermausarten erfassen zu können, die nur ein geringes Geruchsvermögen besitzen.

5. Dressur und Versuchsverlauf

Um eine Änderung der Atmung bzw. der Herzfrequenz feststellen zu können, ist es notwendig, daß sich das Versuchstier in völliger Ruhe befindet. Daher war eine gute Gewöhnung der Fledermäuse an die Apparatur die wichtigste Voraussetzung für die Versuche. Diese Eingewöhnung war recht schwierig, da sich anfangs alle Tiere gegen das Eingespanntsein wehrten und Verletzungen auftreten konnten. Hierbei fanden sich artmäßige und individuelle Unterschiede (s. Kap. III), und ein Teil der Tiere mußte in dieser Phase wegen Anpassungs-

schwierigkeiten aus dem Versuch genommen werden. Die Andressurphase, bei der die Reaktion auf einen Geruchsstoff eingeübt wurde, dauerte 3 bis 4 Wochen. Anfangs erfolgte der elektrische Schock unmittelbar nach dem Eintreffen des Geruchsreizes am Tier; im Laufe der Zeit wurde der Schock verzögert (bis 11 s nach der Injektion; entspricht ca. 5 s nach dem Einsetzen der Reaktion). Die Fledermäuse sprachen sehr unterschiedlich auf den Strafreiz an, so daß für jedes Tier die günstigste Spannung ermittelt werden mußte. Ein zu geringer elektrischer Schlag bewirkte keine Reaktion, während sich die Tiere bei zu hohen Spannungen lange Zeit unruhig bewegten. Als optimal erwies es sich, wenn die Spannung gerade ausreichte, das Tier zum Anziehen des Beines, und damit zur Kontaktunterbrechung zu bewegen. Rechteckreize von 5 ms Breite und 100 Hz dienten als Schock, die Spannungen lagen zwischen 10 und 25 V.

Zwischen die einzelnen Tests wurden 3 bis 6 Kontrollversuche mit geruchsfreier Luft geschaltet (die Reihenfolge war vorher festgelegt). Diese Luft wurde entweder direkt aus dem System oder aus Gläsern mit reinem Paraffinöl entnommen. Bei beiden Entnahmearten war keine Änderung der Reaktion festzustellen. Um eine Adaption an den Geruchsstoff möglichst auszuschalten, erfolgten die Tests im Abstand von 3 bis 6 Minuten. Täglich wurden pro Tier 8 bis 12 Versuche durchgeführt. Die Versuche fanden immer zur gleichen Tageszeit statt.

Zur Auswertung wurden die Anzahl der Atembewegungen und der Herzschläge zwischen der 5. und 9. Sekunde nach Ende der Injektion registriert. Zwischen diesen Werten und den Atemzügen und Herzschlägen des gleichen Zeitraumes der unmittelbar vorhergehenden Kontrolle erfolgte ein statistischer Vergleich nach dem t-Test. Als weitere Meßdaten dienten das Zeitintervall zwischen dem Ende der Injektion und dem Beginn der Atemreaktion und die Kontaktunterbrechung (durch Anzug des rechten Beines) vor dem Schock.

Die kritischen Versuche begannen mit einer Konzentration von 10 bis 100 Vol. %. An den folgenden Tagen wurde die Testsubstanz stufenweise verdünnt (im Verhältnis 10 : 1), wobei täglich jeweils eine Konzentrationsstufe Verwendung fand. Die Verwendung der gleichen Konzentration während eines Versuchstages verhindert die Adaptation bei hohen Molekülzahlen, und eine Beeinflussung der Riechfähigkeit im Schwellenbereich wird vermieden. Die Verdünnungsstufen wurden so lange erniedrigt, bis zwischen Testsubstanz und Kontrolle keine Reaktionsunterschiede mehr auftraten. Den Abschluß jeder Versuchsreihe bildete eine Zwischenstufe zwischen der niedrigsten positiven und der negativen Konzentration (3-fache der negativen Konzentration). Bei einigen Substanzen wurden die Schwellenbestimmungen mehrfach wiederholt. Es zeigte sich, daß die Schwellenwerte eines Versuchstieres nie mehr als um den Faktor 3 differierten.

6. Fehlerbetrachtung

Bei jeder Methode treten Fehler auf, die den Vergleich mit ähnlichen Arbeiten erschweren. Um die Ergebnisse bewerten zu können, ist es notwendig, die Fehlerquellen zu kennen. Die Ungenauigkeiten lassen sich in immer wiederkehrende, gleichbleibende und in variable Faktoren unterteilen.

Ein Fehler, der in diesen Untersuchungen als Konstante auftritt, liegt in der chromatographischen Bestimmung der Molekülzahlen. Nach Angaben von Kafka (mündl.) können diese Werte bis zum Faktor 3 schwanken. Die variablen Veränderungen besitzen für den Vergleich zwischen den Versuchstieren eine größere Bedeutung. Sie setzen sich aus verschiedenen Faktoren zusammen; die Hauptfehler sind dabei apparativ bedingt. Erstens ist die Durchlaufgeschwindigkeit des Luftstromes nur in bestimmten Grenzen konstant zu halten. Die größten Schwankungen bewegen sich zwischen 4,9 und 5,1 ml/s (± 2%). Zweitens lag eine geringe Fehlermöglichkeit beim Füllen der Injektionsspritze vor. Stärker wirkte sich die manuelle Injektion des Geruchsstoffes aus. Durch langes Einüben wurde zwar erreicht, daß das Injizieren recht gleichmäßig geschah, doch war es unmöglich, immer genau 1 Sekunde einzuhalten. Hierin sehe ich die bedeutendste Fehlerquelle dieser Methode (die Begründung für die manuelle Injektion s. Kap. II, 2). Es wird geschätzt, daß Schwankungen bis 20% vorkommen konnten. Demgegenüber sind Ungenauigkeiten, die bei der Herstellung der Geruchsstoffkonzentrationen durch Pipettierfehler auftreten, zu vernachlässigen. Als weitere Fehlerquelle ist die Anheftung von Geruchsmolekülen an die Innenwände des Leitungssystems in Betracht zu ziehen. Durch die Temperaturregelung des Wasserbades und des Versuchsraumes (22° ± 1° C) wurde der Einfluß von Temperaturschwankungen so klein wie möglich gehalten. Ein Abnehmen der Konzentration durch Verdampfung des Geruchsstoffes war dadurch eingeschränkt, daß jede Lösung frisch hergestellt wurde.

Obwohl es unwahrscheinlich ist, daß während einer Versuchsserie gleichzeitig alle Faktoren auftreten, welche die Anzahl der Duftmoleküle / cm^3 Luft nach oben oder unten verschieben, möchte ich annehmen, daß die Fehlerbreite 25 bis 30% betragen kann. Aus diesen Gründen war es nicht sinnvoll, geringere Konzentrationsabstufungen als 3 : 1 zu verwenden.

III. Geruchsschwellenbestimmung

Für die Experimente standen drei südamerikanische Fledermausarten zur Verfügung: *Desmodus rotundus, Artibeus lituratus* und *Phyllostomus discolor. Desmodus* wurde 1969 in Mexiko gefangen, *Artibeus* und *Phyllostomus* 1972 in Kolumbien. Die Fledermäuse werden in einem klimatisierten Raum (26° C, 70 % Luftfeuchtigkeit) gehalten. *Desmodus* pflanzt sich unter diesen Bedingungen regelmäßig fort (Schmidt und Manske 1973).

1. *Desmodus rotundus murinus* Wagner

Von den drei Species der Familie Desmodontidae (Vampirfledermäuse) ist *Desmodus rotundus* (Abb. 3) die bei weitem häufigste Art. Ihr Verbreitungsgebiet erstreckt sich vom nördlichen Argentinien bis nach Nord-Mexiko. Die Vampirfledermäuse leben in den tropischen Klimazonen und bevölkern in Kolonien von max. 1000 Individuen hohle Bäume, verlassene Gebäude, Stollen und Höhlen. Es sind die einzigen Säugetiere, die sich ausschließlich von Blut ernähren. Als Beutetiere dienen hauptsächlich Rinder, Pferde und Schweine; seltener werden Wildtiere, Vögel und Menschen angegriffen. Vor allem als Überträger der Paralytischen Tollwut besitzt *Desmodus* eine große medizinische und ökonomische Bedeutung in Südamerika. Zur Nahrungsaufnahme wird bei ruhenden Tieren eine kleine Wunde gebissen und das daraus fließende Blut aufgeleckt (Greenhall 1972). Unter Laborbedingungen lassen sich diese Fledermäuse mit defibriniertem Rinderblut füttern. Sie nehmen täglich ca. 20 ml Blut auf. Das entspricht fast dem eigenen Körpergewicht, das bei adulten Tieren zwischen 27 und 42 g beträgt (Körperlänge 75 bis 92 mm; Villa 1966). Wie frühere Untersuchungen gezeigt hatten, eignet sich *Desmodus* ausgezeichnet als Versuchstier. Er wird in kurzer Zeit handzahm und besitzt ein beträchtliches Lernvermögen. Während der Entwicklung der Methode wurden 5 Vampirfledermäuse 7 Monate lang in verschiedenen Apparaturen getestet. Für die Versuche wurden die 4 ruhigsten Tiere ausgewählt (♂ D1, ♂ D2, ♂ D3, ♀ D4). Sie waren durch die Vorversuche gut eingewöhnt und benötigten nur eine Konditionierung auf den Geruchsstoff von 4 Wochen.



Abb. 3. Kopf von *Desmodus rotundus*

Die Aufzeichnung der Atmung bereitete wegen des ruhigen Temperamentes der Fledermäuse keine Schwierigkeiten. Abb. 4 zeigt einen Versuch bei D1 mit Methylbutyrat ($6 \cdot 10^{13}$ Moleküle/cm^3 Luft). Es ist deutlich eine starke Zunahme der Atemfrequenz ca. 6 s nach der Injektion des Geruchsstoffes festzustellen (A), während bei der Kontrollinjektion keine Änderung zu verzeichnen ist. Die 4 Versuchstiere besaßen eine unterschiedliche Ruhefrequenz der Atmung. Die Mittelwerte aus 100 Kontrollversuchen an 10 aufeinanderfolgenden Tagen betrugen: D1 2,8; D2 3,4; D3 4,2; D4 3,0 Atembewegungen/s. Die Ruhefrequenz schwankte während eines Versuchstages in gewissen Grenzen, und es traten Unterschiede der mittleren Atemfrequenz an verschiedenen Tagen auf.

Die Inspiration war bei allen Tieren hochsignifikant kürzer als die Exspiration. In Tab. 1 ist die Dauer der Ein- und der Ausatmung an drei verschiedenen Tagen aufgetragen (aus 150 Atemzügen wurde jeder 10. ausgewertet). Die Tabelle zeigt auch

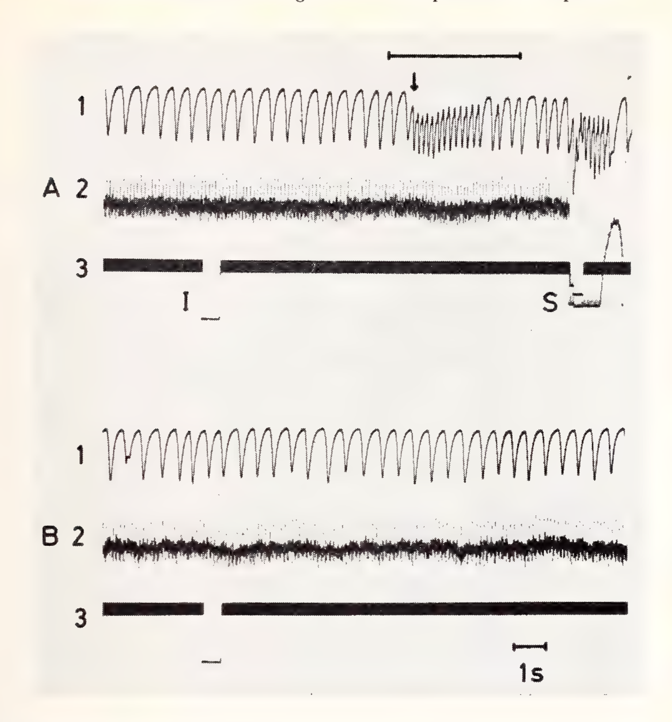


Abb. 4. Oszillogramm von *Dosmodus (D 1).* A: Versuch mit Geruchsstoff (Methylbutyrat $6 \cdot 10^{13}$ Moleküle/cm^3 Luft); B: Kontrolle. — Kanal 1: Atmung; Kanal 2: EKG; Kanal 3: Signalschreibung. I = Injektion des Geruchsstoffes; S = elektrischer Schock; waagerechter Balken: ausgewertetes Zeitintervall; Pfeil: Beginn der Atemreaktion

Tabelle 1

Dauer der Ein- und Ausatmung bei *Desmodus* an drei verschiedenen Tagen

		Einatmung ms ($\bar{x} \pm s$) n = 15	Ausatmung ms ($\bar{x} \pm s$) n = 15	t
	I	117 ± 16	212 ± 14	16,48
D1	II	124 ± 15	213 ± 22	12,76
	III	134 ± 16	274 ± 11	12,13
	I	121 ± 16	238 ± 46	9,28
D2	II	104 ± 22	215 ± 46	8,48
	III	121 ± 32	242 ± 84	5,19
	I	105 ± 28	151 ± 47	3,21*
D3	II	100 ± 15	144 ± 22	6,20
	III	138 ± 11	285 ± 81	6,83
	I	123 ± 18	197 ± 24	9,35
D4	II	105 ± 14	174 ± 21	10,73
	III	106 ± 16	174 ± 14	12,21

t = t-Wert, $p < 0{,}001$ (* $p < 0{,}01$).

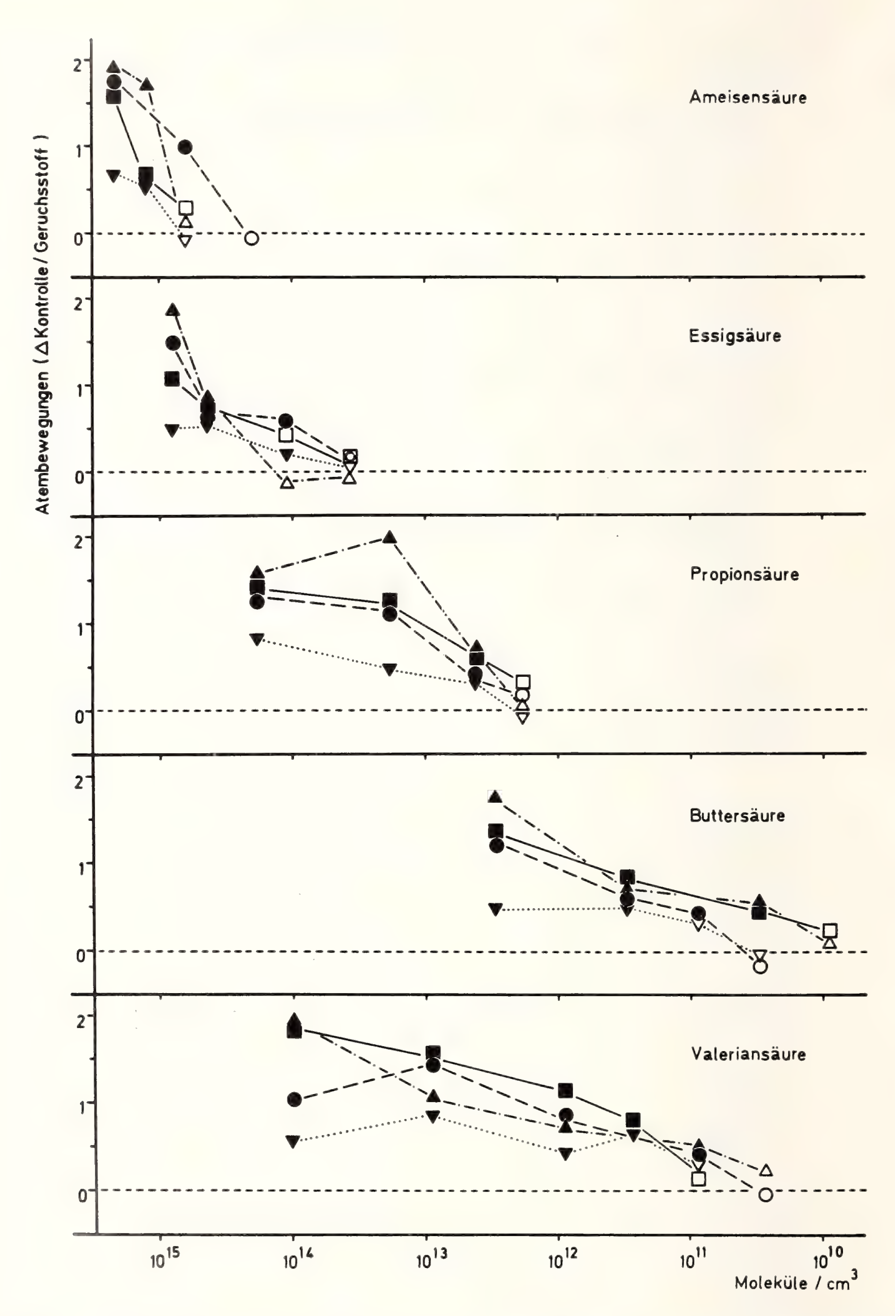


Abb. 5. Differenz der Anzahl der Atembewegungen zwischen Geruchsstoff- und Kontrollversuchen (pro Sekunde) für alle untersuchten Fettsäuren bei *Desmodus*. Offene Symbole: Kein statistisch sicherer Unterschied; geschlossene Symbole: Signifikanter Unterschied
■ —— ■ D1; ● — — — ● D2; ▲ — · — ▲ D3; ▼ ··· ▼ D4

die individuellen und die Tagesschwankungen. Das Atemvolumen wurde bei D1 in einem einfachen Spirometer bestimmt. Es bewegte sich zwischen 0,8 und 1,2 ml Luft/Atemzug. Die Ventilationsgröße läge dementsprechend bei ca. 150–200 ml Luft/Minute. Diese Daten geben allerdings nur einen Hinweis auf die Größenordnung der Ventilation, da sich die Fledermaus bei dem Experiment in einem beträchtlichen Streß befand. Bei hohen Geruchskonzentrationen nahm die Atemfrequenz beträchtlich zu; D3 erreichte bis zu 9 Atemzüge/s. Je niedriger die Konzentration war, um so geringer wurde auch die Atemreaktion und damit der Unterschied zwischen Kontrolle und Geruchsstoff (Abb. 5). Während die Tiere D1, D2 und D3 bis zu den niedrigsten Konzentrationen immer mit einer Reihe schnellerer Atemzüge antworteten, reagierte D4 im Schwellenbereich mit nur einer eingeschobenen Atembewegung. Dies erschwerte den statistischen Vergleich mit der Kontrollinjektion. Es war daher nötig, mit D4 eine größere Anzahl von Versuchen zu unternehmen, um die optisch sichtbare Reaktion statistisch zu sichern.

Durch die Länge und den Durchmesser des Zustromrohres, sowie durch die Geschwindigkeit des Luftstromes war es bedingt, daß erst 6 Sekunden nach der Injektion die Riechstoffwelle das Versuchstier erreichte. Bei hohen Geruchskonzentrationen reagierten die Fledermäuse nach diesem Zeitintervall. Der Beginn der Reaktion verschob sich jedoch, je niedriger die Molekülzahlen wurden (Abb. 6). Auch die Streuung der Werte nahm bei geringen Konzentrationen zu.

Das EKG konnte sauber aufgezeichnet werden, wenn sich die Tiere völlig ruhig verhielten. Jedoch schon bei den geringsten Bein- und Flügelbewegungen überlagerten Muskelpotentiale das EKG, so daß eine Auswertung nicht mehr möglich war. Die Ruhefrequenz des Herzens lag bei allen 4 Tieren zwischen 8 und 11 Schlägen/s; die Mittelwerte schwankten während der einzelnen Tage in diesen Grenzen. Bei hohen Geruchskonzentrationen trat eine signifikante Erhöhung der Herzfrequenz auf; im niederen Konzentrationsbereich ließen sich statistisch sichere Unterschiede jedoch nicht mehr errechnen.

Die Einübung eines Beinanzugreflexes auf olfaktorische Reize war bei *Desmodus* nicht möglich. Die Tiere schalteten zwar immer sofort den Strafreiz ab, doch nur sehr selten unterbrachen sie den Kontakt schon vor dem elektrischen Schock.

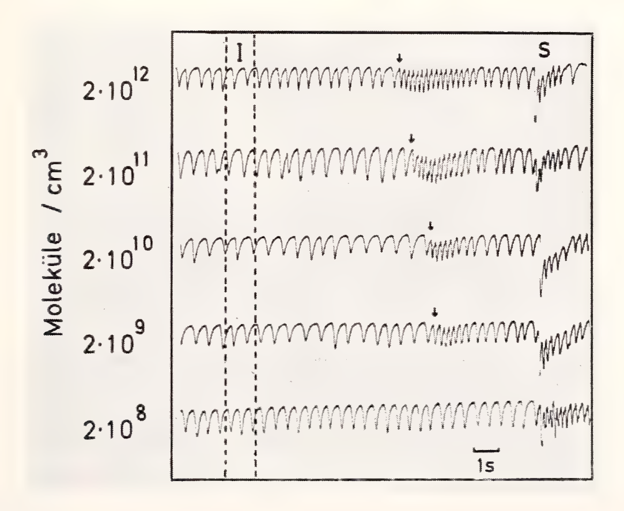


Abb. 6. Oszillogramme der Atmung bei verschiedenen Konzentrationen Propanal. I = Injektion des Geruchsstoffes, S = Schock; Pfeil: Beginn der Atemreaktion

Wie aus Abb. 7 zu ersehen ist, ließ sich eine Konditionierung der Atmung bei weitem zuverlässiger erreichen, als dies beim Herzschlag möglich war. Da zudem die Aufzeichnung der Atmung weniger störanfällig und einfacher auszuwerten war, wurde zur Bestimmung der Geruchsschwellen nur die Atemreaktion verwendet.

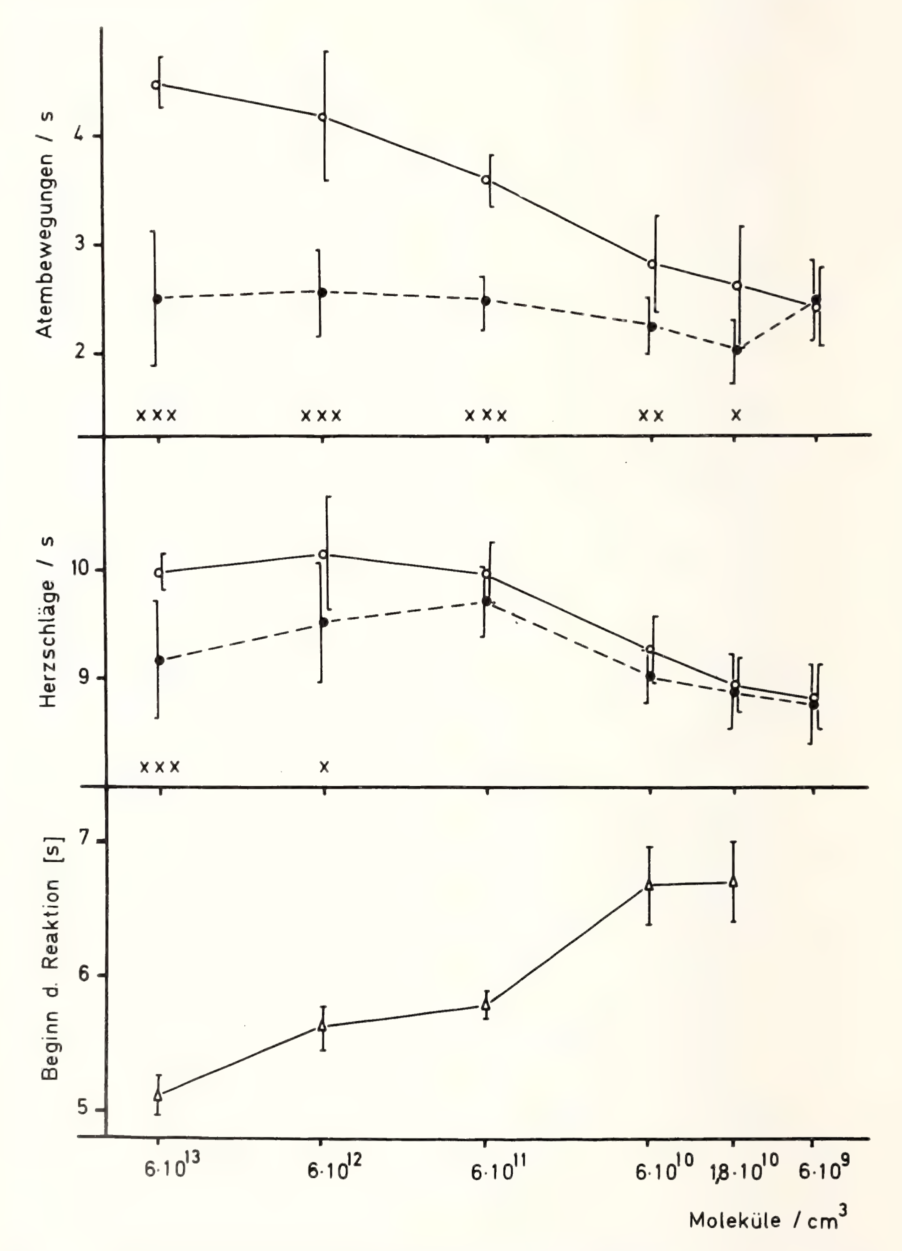


Abb. 7. Atembewegungen, Herzschläge und Beginn der Atemreaktion bei D 1 für Buttersäuremethylester. ○ —— ○ Geruchsstoff, ● – – – ● Kontrolle ($\bar{x} \pm s$). Statistischer Vergleich Geruchsstoff/Kontrolle: x = $p < 0{,}05$; xx = $p < 0{,}01$; xxx = $p < 0{,}001$. Jede Konzentration wurde an einem Tag untersucht (n 10—12)

Tabelle 2

Geruchsschwellen von *Desmodus* (Moleküle/cm³)

	D1	D2	D3	D4
Formaldehyd	$9,0 \cdot 10^{13}$	$9,0 \cdot 10^{13}$	$9,0 \cdot 10^{13}$	$2,5 \cdot 10^{14}$
Acetaldehyd	$6.0 \cdot 10^{10}$	$6,0 \cdot 10^{10}$	$6,0 \cdot 10^{10}$	$1,7 \cdot 10^{11}$
Propanal	$6,0 \cdot 10^{8}$	$6,0 \cdot 10^{8}$	$6,0 \cdot 10^{9}$	$6,0 \cdot 10^{9}$
Butanal	$4,5 \cdot 10^{9*}$	$1,5 \cdot 10^{10*}$	$1,5 \cdot 10^{10}$	$4,5 \cdot 10^{10}$
Ameisensäure	$1,2 \cdot 10^{15}$	$6,7 \cdot 10^{14}$	$1,2 \cdot 10^{15}$	$1,2 \cdot 10^{15}$
Essigsäure	$3,7 \cdot 10^{14}$	$1,1 \cdot 10^{14}$	$3,7 \cdot 10^{14}$	$1,1 \cdot 10^{14*}$
Propionsäure	$4,2 \cdot 10^{12}$	$4,2 \cdot 10^{12}$	$4,2 \cdot 10^{12}$	$4,2 \cdot 10^{12}$
Buttersäure	$3,0 \cdot 10^{10*}$	$9,0 \cdot 10^{10*}$	$3,0 \cdot 10^{10}$	$3,0 \cdot 10^{11}$
Valeriansäure	$2,7 \cdot 10^{11}$	$9,0 \cdot 10^{10*}$	$9,0 \cdot 10^{10*}$	$2,7 \cdot 10^{11}$
Methanol	$2,5 \cdot 10^{14}$	$2,5 \cdot 10^{14*}$	$2,5 \cdot 10^{14}$	$7,0 \cdot 10^{14}$
Äthanol	$1,5 \cdot 10^{14}$	$1,5 \cdot 10^{14}$	$4,4 \cdot 10^{13*}$	$1,5 \cdot 10^{14*}$
Propanol	$2,2 \cdot 10^{13}$	$7,5 \cdot 10^{12*}$	$2,2 \cdot 10^{13}$	$7,5 \cdot 10^{13*}$
Butanol	$9,0 \cdot 10^{11*}$	$9,0 \cdot 10^{11}$	$3,0 \cdot 10^{12}$	$3,0 \cdot 10^{12}$
Essigsreäthylester	$1,5 \cdot 10^{12}$	$4,4 \cdot 10^{12}$	$4,4 \cdot 10^{12*}$	$4,4 \cdot 10^{12}$
Buttersäure-methylester	$1,8 \cdot 10^{10*}$	$1,8 \cdot 10^{10}$	$1,8 \cdot 10^{10}$	$1,8 \cdot 10^{11}$

* $p < 0,05$, alle anderen Werte $p < 0,01$.

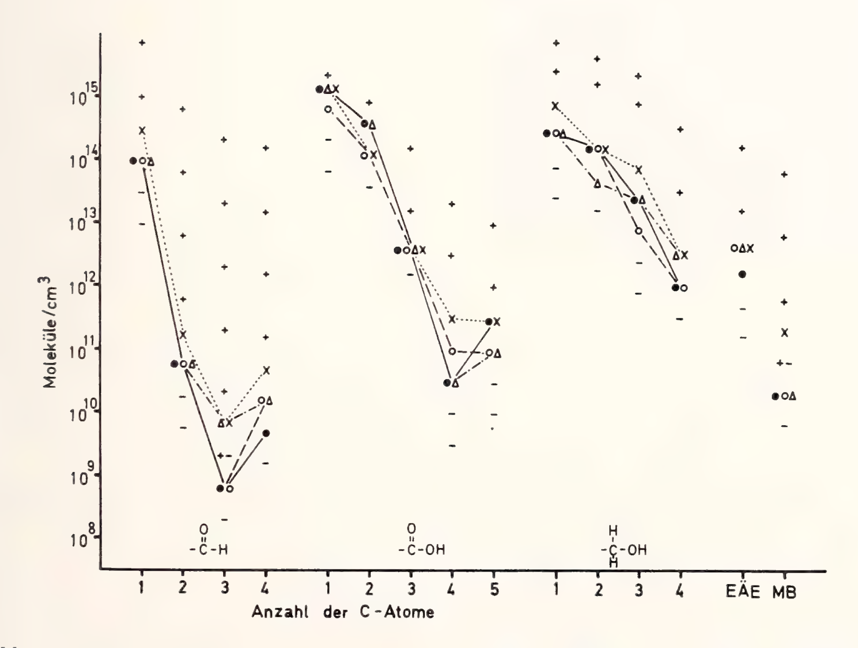


Abb. 8. Alle Schwellenwerte für *Desmodus.* — COH Aldehyde, — COOH Fettsäuren, — CH_2OH Alkohole, EÄE Essigsäureäthylester, MB Buttersäuremethylester. ● —— ● D 1, ○ – – – ○ D 2, △ —·— △ D 3, × ··· × D 4. + Konzentration von allen Tieren positiv beantwortet; — Konzentration von allen Tieren negativ beantwortet

Die Schwellenwerte der 4 Vampirfledermäuse finden sich in Tab. 2. Die meisten Ergebnisse sind auf dem 1%-Niveau statistisch gesichert, bei einem Teil beträgt die Irrtumswahrscheinlichkeit 5 %. Die Schwellen der einzelnen Tiere differieren nie mehr als um den Faktor 10. D4 erreichte selten die niedrigsten Werte, was durch ihre geringe Atemreaktion im Schwellenbereich bedingt war.

Ein Vergleich der Geruchsschwellen für die einzelnen Substanzen zeigt, daß die kurzkettigen Moleküle (C1) innerhalb der Gruppen die höchste Schwelle besitzen (Abb. 8). Diese fallen bei den Aldehyden mit steigender C-Atomzahl bis C3, bei den Säuren und Alkoholen bis C4 ab. Butyraldehyd (C4) wird wieder weniger gut wahrgenommen als Propionaldehyd (C3); bei Valeriansäure verschlechtern sich zwei Tiere gegenüber Buttersäure (C4), die beiden anderen bleiben auf dem gleichen Niveau. Die absolut tiefste Schwelle findet sich bei Propanal mit $6 \cdot 10^8$ Moleküle/cm^3 Luft. Zwischen den Schwellenwerten für die Moleküle mit gleicher C-Atomzahl aber unterschiedlicher Endgruppe besteht keine einheitliche Beziehung. Die Werte für die Aldehyde sind immer am niedrigsten, jedoch bei den Molekülen mit 1 und 2 C-Atomen folgen zuerst die Alkohole und danach die Säuren, während die Reihenfolge bei C3 und C4 umgekehrt verläuft.

2. *Artibeus lituratus palmarum* J. A. Allen und Chapman

Artibeus lituratus (Abb. 9) gehört zur Familie der südamerikanischen Phyllostomidae (Blattnasen). Es ist eine kräftige Fledermaus von 85–110 mm Körperlänge (VILLA 1966) und einem Gewicht von 45–80 g (GOODWIN und GREENHALL 1961). Sie findet sich im tropischen Lateinamerika bis Zentralmexiko und lebt in kleinen Gruppen unter großen Blättern, in hohlen Bäumen, Ruinen und im Eingangsbereich der Höhlen. Ihre Nahrung besteht hauptsächlich aus Früchten, doch fanden sich auch Chitinreste von Insekten im Magen frisch gefangener Tiere (FLEMING et al. 1972). In Gefangenschaft läßt sich *Artibeus* mit einer Diät von Bananen und Haferflocken problemlos halten.



Abb. 9. Kopf von *Artibeus lituratus*

Trotz der guten Haltungserfolge erwies sich *Artibeus* als ein extrem schwieriges Versuchstier. Keine der 4 zur Verfügung stehenden Fledermäuse wurde während der ca. 4 Monate dauernden Experimente handzahm, alle wehrten sich beim Anfassen durch kräftiges Beißen. Auch waren sie sehr empfindlich gegen Streß: Zwei ♀♀ starben nach dem ersten Einspannen in die Versuchsapparatur, ♂ A3 nach der Bestimmung des Atemvolumens. Erst nach 6 Wochen hatten sich die Tiere soweit an die Apparatur gewöhnt, daß mit der Konditionierung begonnen werden konnte. Die Andressur mit Propanal ($2 \cdot 10^{14}$ Moleküle/cm^3) dauerte 4 Wochen. Es schlossen sich die Schwellenbestimmungen für Propanal, Buttersäure und Methylbutyrat an. A4 fiel nach den Untersuchungen mit Propanal aus.

Die Ruhefrequenz der Atmung war bei den Versuchstieren sehr unterschiedlich. Die Mittelwerte aus 100 Kontrollversuchen ergaben für ♂ A1 3,8; ♂ A2 3,1 und ♂ A3 6,1 Atemzüge/s. Es traten Schwankungen zwischen min. 2 Atemzüge/s bei A2 bis max. 7 Atemzüge/s bei A3 auf. Die Inspirationsphase war signifikant kürzer als die Exspiration. Beim Eintreffen des Geruchsreizes reagierte auch *Artibeus* mit einer Erhöhung der Atemfrequenz (Abb. 10). Sie erreichte bei A3 bis zu 8 Atemzüge/s. Die Differenz zwischen den Versuchen mit Riechstoff und den Kontrollen nahm mit fal-

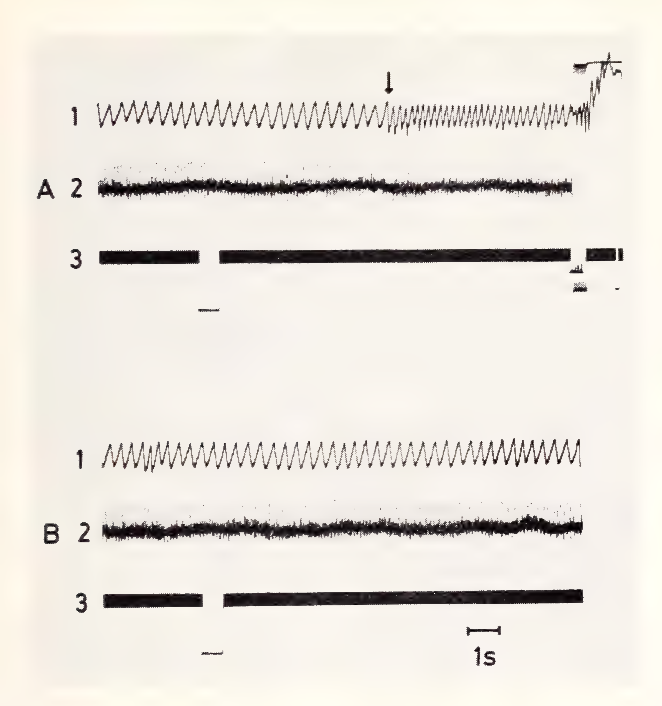


Abb. 10. Oszillogramm von *Artibeus* (A2). A: Versuch mit Geruchsstoff (Methylbutyrat $6 \cdot 10^{13}$ Moleküle/cm³ Luft); B: Kontrolle (Erklärung s. Abb. 4)

lender Konzentration des Stimulus ab (Abb. 11). Sehr deutlich verschob sich der Beginn der Atemreaktion. Je niedriger die Geruchskonzentration wurde, desto später trat die Atemänderung ein (Abb. 12). Als Atemvolumen wurde bei A3 2,3—2,9 ml/Atemzug gemessen. Bedingt durch die Aufregung atmete das Tier jedoch in atypischen, tiefen Zügen (weniger als 2 Atemzüge/s). Es wird angenommen, daß bei normaler Ruheatmung geringere Werte auftreten.

Die Herzfrequenz lag bei allen *Artibeus* im gleichen Bereich. Sie schwankte zwischen 8 und 12 Schlägen/s, wobei sich die Mittelwerte an einzelnen Tagen bis zu 1,5 Hz unterschieden (Abb. 13). Auf alle drei Substanzen reagierten die Fledermäuse mit einem Anstieg der Herzfrequenz. Im oberen Konzentrationsbereich konnte die Erhöhung fast 10 % betragen. In Einzelfällen war die Herzschlagreaktion bis zum gleichen Schwellenwert wie die Atemreaktion feststellbar.

Der elektrische Schlag wurde zwar regelmäßig durch Anziehen des rechten Beines ausgeschaltet, es gelang jedoch nicht, diese Reaktion schon vor dem Schock auszulösen.

Für die Bestimmung der Geruchsschwelle erwies sich die Atemänderung als das zuverlässigste Merkmal. Die Reaktion des Herzschlages konnte nur selten bis zu den gleichen niederen Konzentrationsstufen registriert werden, außerdem war hierbei die Differenz zwischen Geruchsstoff und Kontrolle äußerst gering. Häufig überlagerten Störungen das EKG, so daß eine Auswertung nicht möglich war.

Die Schwellenwerte (Tab. 3) differieren nur geringfügig (ca. Faktor 3). Nur A4 erreichte bei Propanal nicht das Niveau der anderen Tiere. Diese Fledermaus ließ sich allerdings nicht eingewöhnen und konnte bei den anderen Versuchen nicht verwendet werden. Die geringste Schwelle wurde bei Propanal mit $2 \cdot 10^9$ Moleküle/cm³ erreicht. Es folgten Methylbutyrat mit $1{,}8 \cdot 10^{10}$ und danach Buttersäure mit $9 \cdot 10^{11}$ Moleküle/cm³.

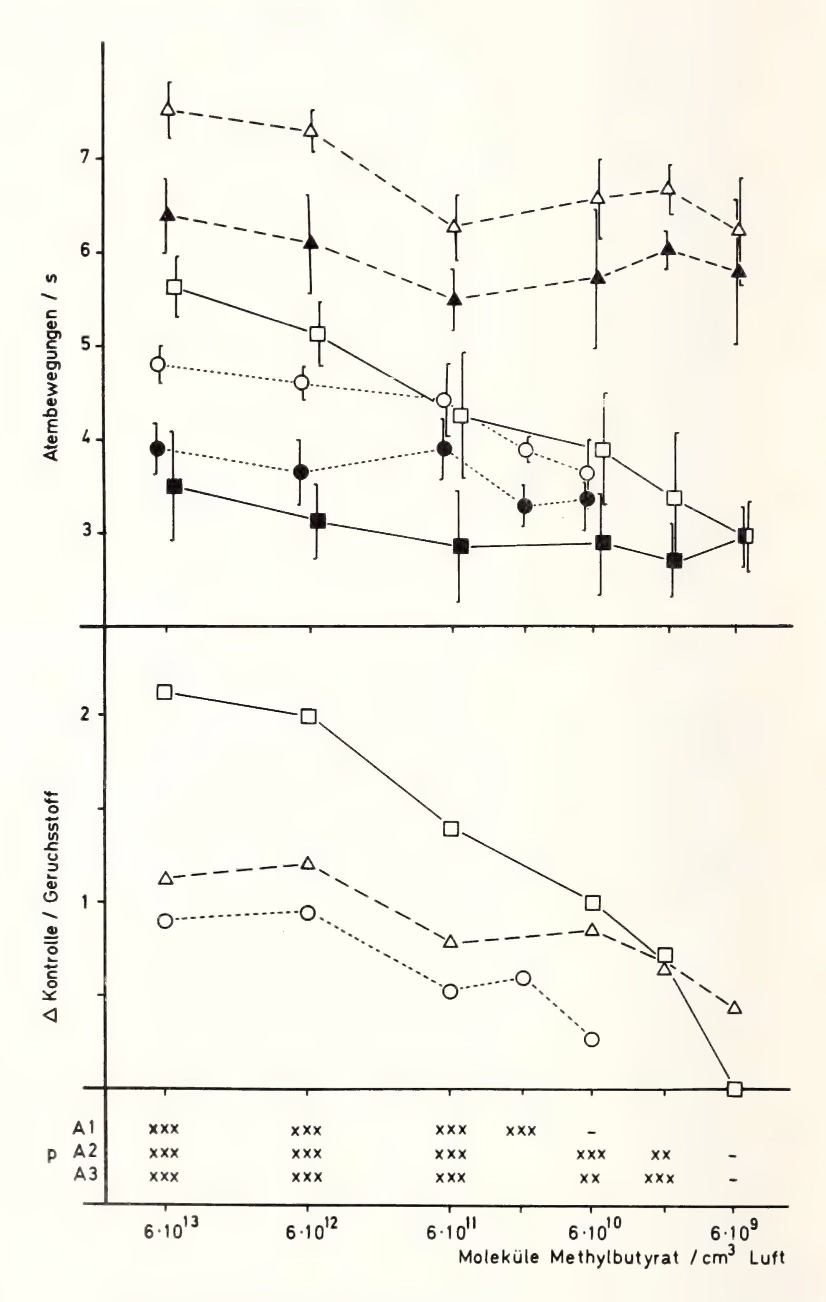


Abb. 11. Anzahl der Atembewegungen/s (offenes Symbol: Geruchsstoff, geschlossenes Symbol: Kontrolle; $\bar{x} \pm s$) und Differenz der Atembewegungen zwischen Geruchsstoff (Methylbutyrat) und Kontrolle. ○ A1, □ A2, △ A3; p: Signifikanz des Unterschiedes, ×× = $p < 0{,}01$, ××× = $p < 0{,}001$

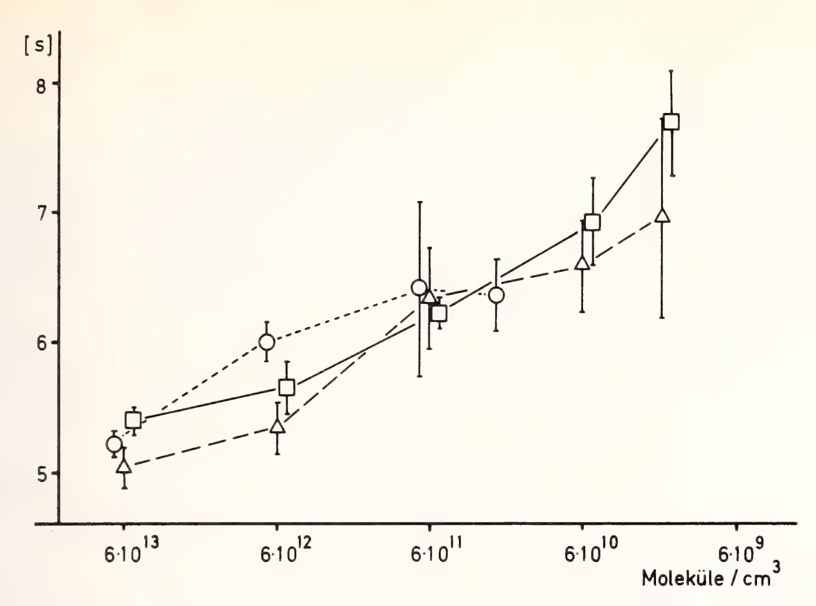


Abb. 12. Beginn der Atemreaktion (Sekunden nach Beendigung der Injektion; $\bar{x} \pm s$) bei Methylbutyrat. ○ A1, □ A2, △ A3

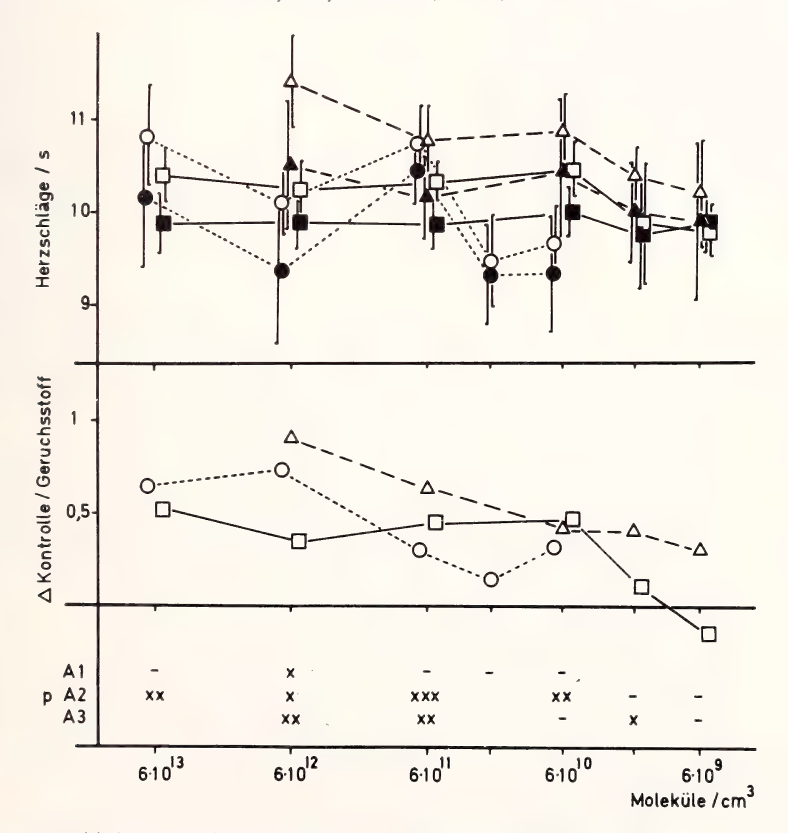


Abb. 13. Anzahl der Herzschläge/s (offene Symbole: Geruchsstoff, geschlossene Symbole: Kontrolle; $\bar{x} \pm s$) und Differenz der Herzschläge zwischen Geruchsstoff (Methylbutyrat) und Kontrolle. ○ A1, □ A2, △ A3; p: Signifikanz des Unterschiedes, × = $p < 0{,}05$, ×× = $p < 0{,}01$, ××× = $p < 0{,}001$

Tabelle 3

Geruchsschwellen von *Artibeus* (Moleküle/cm³)

	A1	A2	A3	A4
Propanal	$6{,}0 \cdot 10^{9}$	$2{,}0 \cdot 10^{9}$	$2{,}0 \cdot 10^{9}$	$2{,}0 \cdot 10^{10*}$
Buttersäure	$9{,}0 \cdot 10^{11}$	$3{,}0 \cdot 10^{12}$	$9{,}0 \cdot 10^{11*}$	—
Buttersäure-methylester	$6{,}0 \cdot 10^{10}$	$1{,}8 \cdot 10^{10*}$	$1{,}8 \cdot 10^{10}$	—

* $p < 0{,}05$, alle anderen Werte $p < 0{,}01$.

3. *Phyllostomus discolor discolor* Wagner

Ein typischer Vertreter der Phyllostomidae ist *Phyllostomus discolor* (Abb. 14). Diese Fledermaus besitzt eine Gesamtlänge von 84—100 mm (VILLA 1966) und ein Gewicht von 23—40 g (GOODWIN und GREENHALL 1961) und findet sich in den tropischen Zonen von Süd-Brasilien bis Süd-Mexiko. Es gibt wenige Angaben über ihre Lebensweise. Nach GOODWIN und GREENHALL (1961) bewohnt sie in kleinen Kolonien hohle Bäume und ist ausschließlich frugivor; FLEMING et al. (1972) stellen sie zu den omnivoren Chiropteren. Bei mir im Labor bekommt *P. discolor* Bananen, Haferflocken, Mehlwürmer und junge Mäuse zu fressen. Es ist anzunehmen, daß *P. discolor* sich auch im Freiland — wie *P. hastatus*, der größte Vertreter dieser Gattung — von Früchten, Insekten und kleinen Wirbeltieren ernährt.



Abb. 14. Kopf von *Phyllostomus discolor*

Phyllostomus war als Versuchstier gut geeignet. Von Beginn an sträubten sich die Fledermäuse nicht gegen das Einspannen in die Apparatur, so daß die Eingewöhnungsphase schon nach 2 Wochen beendet werden konnte. Es schlossen sich 4 Wochen Trainingszeit an, in der die Konditionierung mit Propanal durchgeführt wurde. Die Schwellenbestimmung erfolgte, wie bei *Artibeus*, in der Reihenfolge Propanal, Buttersäure und Methylbutyrat.

Die Atemfrequenz differierte bei den einzelnen Tieren nur wenig (Mittelwerte aus 100 Kontrollversuchen: ♂ P1 1,9; ♀ P2 2,1; ♀ P3 2,5; ♀ P4 1,7 Atemzüge/s). Es fanden sich allerdings an einzelnen Tagen beträchtliche Schwankungen. Auf den Geruchsstoff reagierten die Tiere mit einer relativ geringen Atemreaktion (Abb. 15). Da die Streuung während eines Versuchstages klein blieb, konnten die Differenzen zwi-

Tabelle 4

Geruchsschwellen von *Phyllostomus* (Moleküle/cm³)

	P1	P2	P3	P4
Propanal	$2{,}0 \cdot 10^{9}$	$2{,}0 \cdot 10^{9}$	$6{,}0 \cdot 10^{8}$	$(6{,}0 \cdot 10^{10})$
Buttersäure	$9{,}0 \cdot 10^{10}$	$9{,}0 \cdot 10^{9*}$	$9{,}0 \cdot 10^{9}$	$(3{,}0 \cdot 10^{11})$
Buttersäure-methylester	$1{,}8 \cdot 10^{9}$	$1{,}8 \cdot 10^{9}$	$1{,}8 \cdot 10^{9*}$	$(1{,}8 \cdot 10^{10})$

* $p < 0{,}05$, alle anderen Werte $p < 0{,}01$; ( ) keine statistische Berechnung, nur optische Auswertung.

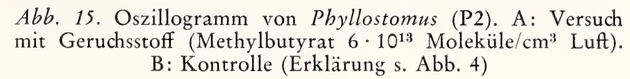


Abb. 15. Oszillogramm von *Phyllostomus* (P2). A: Versuch mit Geruchsstoff (Methylbutyrat $6 \cdot 10^{13}$ Moleküle/cm^3 Luft). B: Kontrolle (Erklärung s. Abb. 4)

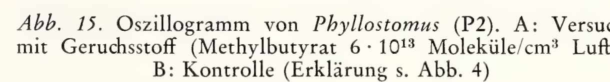


Abb. 16. Atembewegungen/s, Herzschläge/s und Beginn der Atemreaktion (s nach Ende der Injektion) von P3 für Methylbutyrat (Erklärung s. Abb. 7)

schen Duftstoff und Kontrolle trotzdem statistisch ausgewertet werden (Tab. 4). P4 besaß allerdings eine so minimale Reaktionsbereitschaft, daß kein statistischer Vergleich möglich war. Die Schwellenbestimmung mußte durch optische Auswertung der Oszillogramme erfolgen. Wie bei den anderen untersuchten Arten verzögerte sich der Beginn der Atemreaktion mit fallender Duftkonzentration (Abb. 16). Als Atemvolumen wurde bei P2 0,7—1,0 ml/Atemzug registriert.

Die Herzfrequenz schwankte zwischen 10 und 13 Hz. Auch bei hohen Geruchskonzentrationen war keine auswertbare Veränderung des Herzschlages festzustellen. Im Gegensatz zu *Desmodus* und *Artibeus*, bei denen die Konditionierung der Flexion des rechten Beines nicht gelang, reagierte *Phyllostomus* bei hohen Geruchskonzentrationen mit einer Beugung der Hinterextremität. Tab. 5 zeigt die Ergebnisse für Methylbutyrat. Bei einem großen Teil der Versuche im oberen Konzentrationsbereich unterbrachen die Fledermäuse den Kontakt vor dem elektrischen Schock. Diese Reaktion fehlte dagegen im Schwellenbereich fast völlig. Wegen der Störung der Aufzeichnung war bei Versuchen, in denen eine Flexion des Beines auftrat, die Auswertung der Atembewegungen und des EKG's nicht durchführbar.

Die Schwellenwerte (Tab. 4) für P1, P2 und P3 differierten max. um den Faktor 10; P4 erreichte nie den Schwellenbereich der anderen Tiere. Die niedrigsten Duftstoffkonzentrationen, auf die noch eine Atemreaktion erfolgte, wurden bei Propanal mit $6 \cdot 10^8$ Moleküle/cm³ erreicht. Methylbutyrat ($1,8 \cdot 10^9$) lag nur unwesentlich darüber, gefolgt von Buttersäure mit $9 \cdot 10^9$ Moleküle/cm³ Luft.

Tabelle 5

Atemreaktion und Beinanzug bei *Phyllostomus* (Methylbutyrat)

Methylbut. Mol./cm³	Tier	Versuche mit Beinanzug	Versuche ohne Beinanzug	Atembewegungen/4s Kontr. ($\bar{x} \pm s$)	Atembewegungen/4s Geruchsst. ($\bar{x} \pm s$)	t	p
$6 \cdot 10^{13}$	P1	8	2	—	—	—	—
	P2	5	3	—	—	—	—
	P3	1	9	10,20 ± 0,91	12,20 ± 1,47	3,63	< 0,002
$6 \cdot 10^{12}$	P1	7	1	—	—	—	—
	P2	1	7	8,57 ± 1,13	11,14 ± 1,21	4,09	< 0,002
	P3	2	8	9,12 ± 0,64	11,00 ± 0,53	6,35	< 0,0001
$6 \cdot 10^{11}$	P1	10	0	—	—	—	—
	P2	4	6	8,16 ± 0,75	11,16 ± 0,75	6,89	< 0,0001
	P3	0	10	9,40 ± 0,69	11,00 ± 0,66	5,23	< 0,0001
$6 \cdot 10^{10}$	P1	5	5	7,20 ± 0,83	9,40 ± 0,89	4,01	< 0,01
	P2	4	6	7,66 ± 0,51	9,33 ± 0,51	5,58	< 0,001
	P3	0	11	7,36 ± 0,67	8,45 ± 0,68	3,75	< 0,002
$6 \cdot 10^{9}$	P1	0	10	7,50 ± 0,53	8,75 ± 0,46	5,00	< 0,001
	P2	3	7	8,00 ± 0,81	9,85 ± 1,34	3,12	< 0,01
	P3	0	12	9,75 ± 0,75	11,58 ± 1,24	4,37	< 0,001
$1,8 \cdot 10^{9}$	P1	3	7	7,00 ± 0,81	8,14 ± 0,37	3,36	< 0,01
	P2	0	8	7,25 ± 0,46	8,37 ± 0,51	4,58	< 0,001
	P3	0	11	10,10 ± 0,75	11,20 ± 1,13	2,56	< 0,02
$6 \cdot 10^{8}$	P1	0	8	7,37 ± 1,06	7,62 ± 0,74	0,54	> 0,05
	P2	0	8	9,50 ± 0,92	9,87 ± 0,99	0,78	> 0,05
	P3	0	10	10,60 ± 1,17	10,90 ± 1,10	0,58	> 0,05

t = t-Wert (Differenz der Atembewegungen zwischen Kontrolle und Versuchen mit Geruchsstoff), p = Signifikanz.

4. Vergleich der Geruchsschwellen zwischen den Fledermausarten

Bei einer Gegenüberstellung der Schwellenwerte von *Desmodus, Artibeus* und *Phyllostomus* lassen sich charakteristische Unterschiede feststellen. In Abb. 17 sind die Schwellen der drei besten Versuchstiere jeder Art aufgezeichnet. D4, A4 und P4 wurden aus den in Kap. III, 1—3 besprochenen Gründen eliminiert.

Die Schwellenbereiche der 3 Riechstoffe stehen bei den 3 Arten nicht im gleichen Verhältnis zueinander — d. h. keine der Fledermausspezies besitzt ein generell besseres oder schlechteres Riechvermögen —, sondern für jeden Stoff ergeben sich unterschiedliche Gruppierungen.

Bei Propionaldehyd überschneiden sich die Werte (*Desmodus:* $6 \cdot 10^8 - 2 \cdot 10^9$, *Artibeus:* $2 \cdot 10^9 - 6 \cdot 10^9$, *Phyllostomus:* $6 \cdot 10^8 - 2 \cdot 10^9$). Dies läßt darauf schließen, daß Propanal von allen etwa gleich gut wahrgenommen werden kann. Bei Methylbutyrat liegt *Phyllostomus* ($1{,}8 \cdot 10^9$) um den Faktor 10 unter *Desmodus* ($1{,}8 \cdot 10^{10}$) und *Artibeus* ($1{,}8 \cdot 10^{10} - 6 \cdot 10^{10}$) Die größten Differenzen finden sich bei Buttersäure. Während *Phyllostomus* ($9 \cdot 10^9$—$9 \cdot 10^{10}$) und *Desmodus* ($3 \cdot 10^{10} - 9 \cdot 10^{10}$) im gleichen Schwellenbereich liegen, bildet *Artibeus* ($9 \cdot 10^{11} - 3 \cdot 10^{12}$) eine deutlich abgesetzte Gruppe.

Ein Vergleich zwischen den besten Tieren jeder Art läßt diese Unterschiede noch klarer in Erscheinung treten. Die niedrigsten Schwellenwerte jeder Gruppe erreichen immer D1, A3 und P3. Bei Propanal besitzen D1 und P3 die gleichen Schwellen ($6 \cdot 10^8$), A3 differiert ca. um den Faktor 3 ($2 \cdot 10^9$). D1 und A3 erreichen bei Methylbutyrat identische Werte ($1{,}8 \cdot 10^{10}$), wohingegen P3 10mal besser riecht ($1{,}8 \cdot 10^9$). Buttersäure wird ebenfalls von P3 am besten wahrgenommen ($9 \cdot 10^9$). Sie unterscheidet sich von D1 um den Faktor 3 ($3 \cdot 10^{10}$) und von A3 um den Faktor 100 ($9 \cdot 10^{11}$). Es finden sich also Differenzen zwischen den Tieren P3 und A3 von Faktor 3 (Propa-

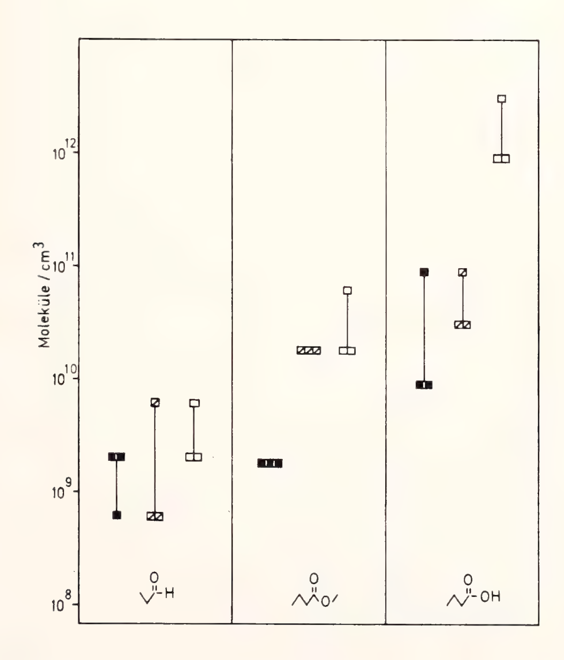


Abb. 17. Geruchsschwellen für Propanal, Methylbutyrat und Buttersäure. ■ *Phyllostomus,* ▨ *Desmodus,* □ *Artibeus* (jedes Kästchen ein Tier)

nal) bis Faktor 100 (Buttersäure), zwischen P3 und D1 von 0 (Propanal) bis 10 (Methylbutyrat) und zwischen D1 und A3 von 0 (Methylbutyrat) bis Faktor 30 (Buttersäure).

Durch die Auswertung des Zeitintervalles zwischen der Injektion des Duftstoffes und dem Beginn der Atemreaktion werden diese Unterschiede noch deutlicher. Alle 3 Arten reagierten bei hohen Riechstoffkonzentrationen ca. 5 s nach Beendigung der Injektion durch eine Atembeschleunigung. Die Reaktion verschob sich bei niedrigen Molekülzahlen bis auf ca. 7 s. Im Schwellenbereich wurde immer dieses Zeitintervall erreicht. Abb. 18 zeigt die Kurven des Zeitraumes bis zum Beginn der Atemreaktion (Mittelwerte jeder Fledermausart). Bei Propanal (C) liegen die 3 Kurven eng beieinander und erreichen gemeinsam die 7-Sekunden-Grenze. Es findet sich, wie bei den Schwellenwerten, kein auffallender Unterschied zwischen den Arten. Bei Buttersäure dagegen weichen die Kurven auseinander. Die 7-Sekunden-Grenze wird von *Artibeus* bei $9 \cdot 10^{11}$ Moleküle/cm³ erreicht. Damit bestätigt sich, daß die Geruchsschwelle von *Artibeus* in diesem Bereich liegen muß. Auch bei Buttersäuremethylester verlaufen die Kurven entsprechend den Schwellenwerten.

Eine statistische Absicherung erscheint bei jeweils 3 Versuchstieren nicht sinnvoll. Aus Mangel an Tiermaterial und wegen der langwierigen Angewöhnung, Dressur und Datenerstellung war für statistische Zwecke ausreichendes Datenmaterial nicht zu gewinnen. Daher kann nur eine subjektive Bewertung der Differenzen zwischen den Arten vorgenommen werden. Mehrfache Schwellenbestimmung an verschiedenen Tagen hatte gezeigt, daß die Riechschwellenwerte eines Tieres höchstens um den Faktor 3 differierten. Innerhalb jeder Art schwankten die Schwellenwerte der drei Versuchstiere max. um den Faktor 3 bis 10. Es scheint deshalb sehr wahrscheinlich, daß Differenzen um das 30- bis 100fache speziesspezifisch sind.

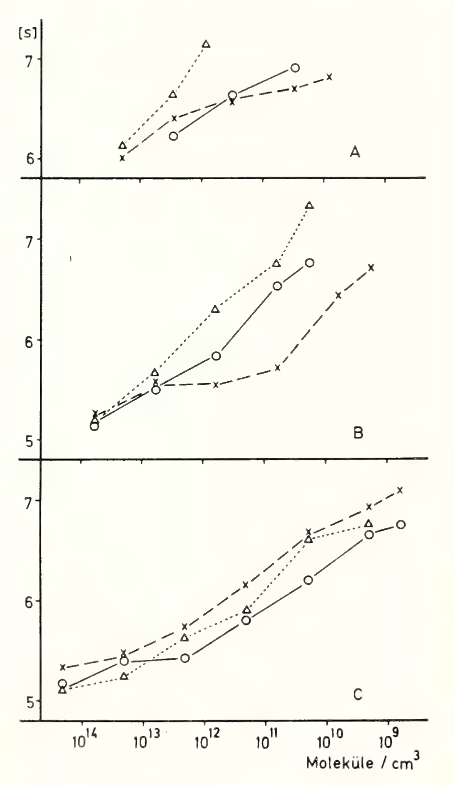


Abb. 18. Zeitintervall zwischen Ende der Injektion und Beginn der Atemreaktion (Mittelwerte von jeweils 3 Versuchstieren). A: Buttersäure, B: Methylbutyrat, C: Propanal; △ · · · △ *Artibeus,* ○ ——— ○ *Desmodus,* × — — — × *Phyllostomus*

Aus den Ergebnissen läßt sich schließen, daß Propanal von *Desmodus, Artibeus* und *Phyllostomus* gleich gut wahrgenommen wird. Für Buttersäure besitzen *Desmodus* und *Phyllostomus* die gleichen Schwellenbereiche, während *Artibeus* diesen Geruchsstoff weniger gut perzipieren kann. Die Unterschiede bei Methylbutyrat zwischen *Phyllostomus* und den beiden anderen Fledermausarten liegen im Bereich der normalen Schwankungsbreite. Es besteht die Möglichkeit, daß auch hier artverschiedene Geruchsschwellen vorhanden sind, doch lassen sie sich mit der verwendeten Methode nicht trennen.

IV. Diskussion

Der Geruchssinn wurde lange Zeit in seiner Bedeutung unterschätzt und fand wenig wissenschaftliches Interesse. Diese Einstellung änderte sich mit der Entdeckung der Sexuallockstoffe bei den Insekten und der enormen Leistungsfähigkeit ihrer Geruchs-

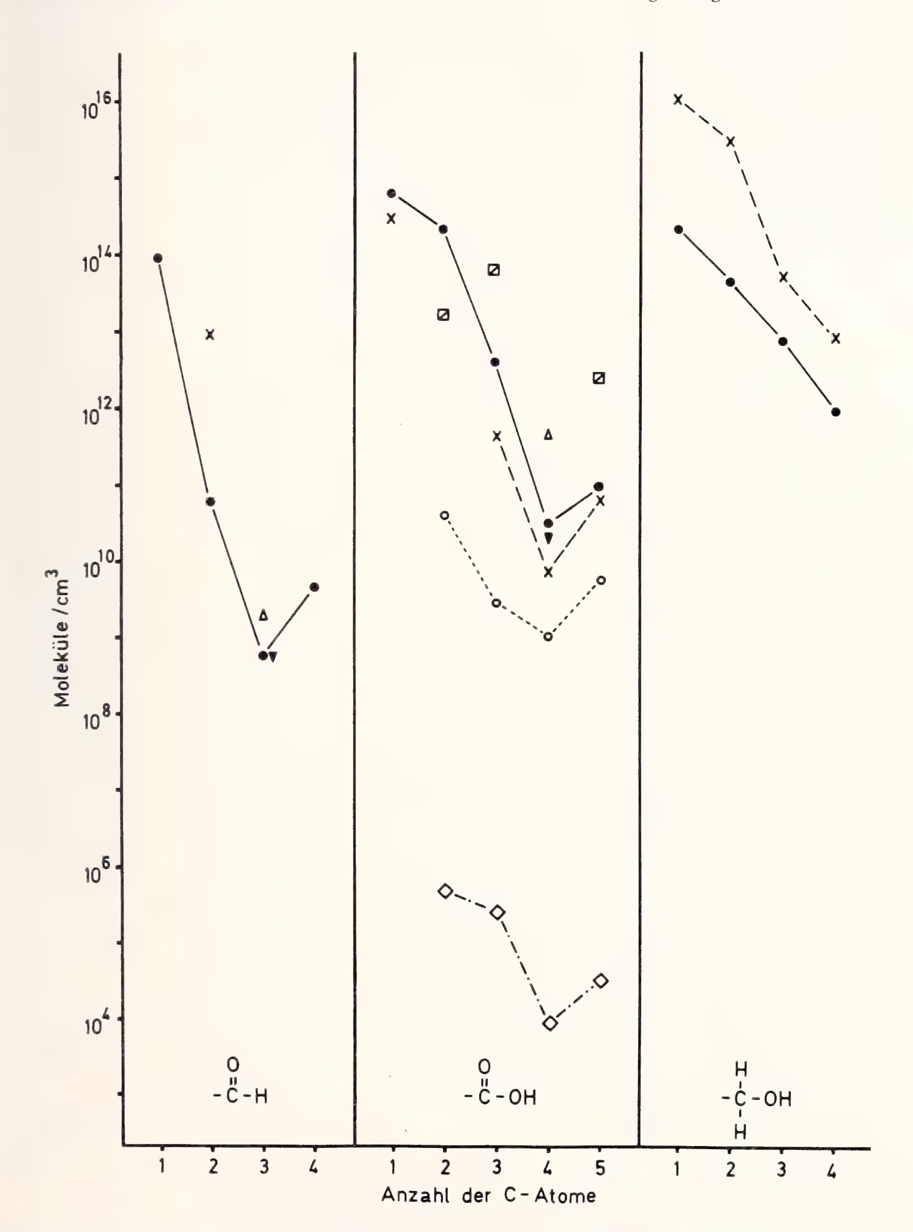


Abb. 19. Vergleich der Riechschwellen (Minimalwerte). —COH Aldehyde, —COOH Säuren, —CH_2OH Alkohole. ● —— ● *Desmodus*, ▼ *Phyllostomus*, △ *Artibeus*, × — — — × Mensch (Skramlik 1948), ○ · · · ○ Igel (Bretting 1972), ◇ — · — ◇ Hund (Neuhaus 1953), ◪ Ratte (Gruch 1957; als C-5-Säure verwendete Gruch iso-Valeriansäure)

rezeptoren (Butenandt 1955; Blum und Brand 1972). Heute stellen die Insekten das Hauptversuchsobjekt der Elektrophysiologen dar, und eine Vielzahl grundlegender Erkenntnisse sind an ihnen gewonnen worden (vgl. Kaissling 1971). Mit einigen Insektenarten lassen sich in begrenztem Maße auch Verhaltensexperimente durchführen (z. B. Schwarz 1955; Müller 1968; Vareschi 1971; Kriston 1971; Behrend 1971). Unter den Wirbeltieren erwiesen sich Amphibien und Reptilien als günstige Objekte für elektrophysiologische Untersuchungen (vgl. Ottoson 1971), während Säugetiere relativ selten dafür Verwendung fanden (z. B. Adrian 1951). Sie eignen sich jedoch sehr gut für verhaltensphysiologische Arbeiten. Bei allen Riechschwellenbestimmungen an Säugetieren wurden verhaltensphysiologische Methoden benutzt.

In Abb. 19 werden die niedrigsten Schwellenwerte von *Desmodus* den entsprechenden Daten aus der Literatur gegenübergestellt. Die meisten Vergleichsmöglichkeiten finden sich bei den niederen Fettsäuren. Gegenüber den von Gruch (1957) untersuchten Ratten erreichte *Desmodus* bei Essigsäure eine um ca. das 10fache höhere und bei Propionsäure um ca. das 15fache tiefere Schwelle. Die von Skramlik (1948) ermittelten Werte für den Menschen liegen zwischen Faktor 1,5 (Valeriansäure) und Faktor 10 (Propionsäure) unter den Geruchsschwellen der Vampirfledermäuse. Alle bei Igeln bestimmten Riechschwellen (Bretting 1972) liegen unterhalb der entsprechenden Werte von *Desmodus*. Sie differieren jedoch sehr unterschiedlich: Essigsäure 300fach, Propionsäure 1400fach, Buttersäure 30fach und Valeriansäure 15fach. Der Hund übertrifft bei den Fettsäuren alle anderen bisher untersuchten Säuger um ein Vielfaches (Neuhaus 1953). Bei Essigsäure findet sich ein Unterschiedsfaktor gegenüber *Desmodus* von $2 \cdot 10^8$, bei Propionsäure werden noch etwa zwanzigmillionenfach geringere Konzentrationen wahrgenommen, bei Buttersäure beträgt der Faktor $3 \cdot 10^6$ und bei Valeriansäure $2{,}5 \cdot 10^6$. Für die Alkohole ermittelte Skramlik (1948) bei Menschen um das 6- (Propanol) bis 70fach (Äthanol) höhere Geruchsschwellen, als sie bei den Vampirfledermäusen gefunden wurden. Bei Acetaldehyd liegt der Schwellenwert des Menschen sogar um das 150fache über dem von *Desmodus*.

Welche Aussagekraft besitzt der Vergleich der Absolutwerte? Von verschiedenen Autoren sind die Geruchsschwellen für Propionsäure und Buttersäure an Menschen bestimmt worden (Abb. 20). Obwohl der Mensch das bei weitem einfachste Versuchsobjekt darstellt, gelangten die Experimentatoren, je nach verwendeter Methode, zu erstaunlich differierenden Ergebnissen. Die gefundenen Schwellenwerte schwankten bei Propionsäure um etwa das 1000fache, bei Buttersäure sogar um das 10 000fache. Das Verhältnis der Schwellen von Propionsäure und Buttersäure blieb jedoch weitgehend gleich. Die Vampirfledermäuse liegen bei diesem Vergleich im Bereich der menschlichen Geruchsschwellenwerte.

In Tierexperimenten ist es sehr viel schwieriger, genau kontrollierbare Bedingungen zu schaffen und die Reaktionen eines Versuchstieres zu bewerten. Die von mir verwendete Methode unterscheidet sich in mehrfacher Hinsicht von der anderer Autoren. Alle Geruchsschwellenbestimmungen in der Literatur wurden mit belohnten Dressuren durchgeführt, bei denen das Versuchstier zwischen einer Geruchsquelle und

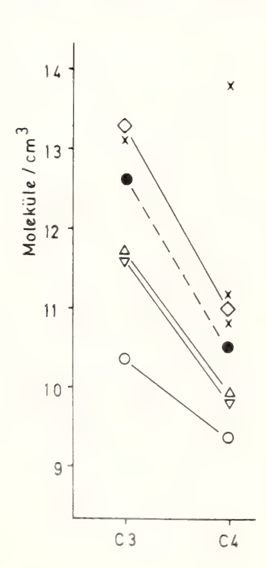


Abb. 20. Vergleich der Geruchsschwellen von *Desmodus* (● — — ●) und Mensch für Propionsäure (C3) und Buttersäure (C4). ▽ Passy (1896), ◇ Mitsumoto (1926), △ Skramlik (1948), ○ Goldenberg 1967, × andere Autoren (Allison und Katz 1919; Jones 1955; Nader 1958; Morimura 1934).

einer oder mehreren duftfreien Wahlorten unterscheiden mußte. Die mit Duftstoff beladene und die geruchsfreie Luft konnte verglichen und längere Zeit geprüft werden. Zusätzlich suchte und erwartete das Tier einen bestimmten Geruch. Im Spritzenolfaktometer dagegen erreichte die Fledermaus nur ein kurzer Geruchsreiz, wobei ihr der Zeitpunkt unbekannt blieb. Durch die Kopplung mit dem elektrischen Schock erhielt der Geruch eine negative Bedeutung. Für die Fledermäuse, die eine Atemfrequenz zwischen 2 und 6 Atemzüge pro Sekunde und ein Atemvolumen von ca. 1 ml besitzen, war gewährleistet, daß bei mindestens einem Atemzug die Luft mit Duftmolekülen angereichert war. Vergleichende Schwellenbestimmungen an Menschen ließen sich mit dieser Methode nicht durchführen, da bei einem Atemvolumen von ca. 500 ml ein unkontrollierbarer Verdünnungseffekt auftrat. Aus dem Bau der Nase von *Desmodus* (Schmidt und Greenhall 1971) läßt sich ersehen, daß nur ein kleiner Teil der Riechschleimhaut direkt von der Atemluft bestrichen werden kann. Auch durch Wirbelbildung sind große Areale des Riechepithels nicht erreichbar. Der größte Einfluß muß, wie Neuhaus (1955 a) ausführlich diskutiert, der Diffusion der Geruchsmoleküle zukommen. Auch die Verzögerung der Atemreaktion bei abnehmender Duftstoffkonzentration ließe sich mit der Diffusion der Moleküle im Nasenraum erklären: Bei hohen Konzentrationen genügt die Erregung der im Atemstrom liegenden Rezeptoren, um im ZNS als Geruchssensation wahrgenommen zu werden. Die Reaktion setzt sofort nach dem Erreichen der Geruchswelle am Tier ein. Möglicherweise spielt dabei auch eine Perzeption durch den Nervus trigeminus im Nasenseptum eine Rolle (Tucker 1971). Je weniger Duftmoleküle in der Atemluft vorhanden sind, desto größere Bezirke der Schleimhaut müssen von Duftmolekülen getroffen werden, um einen Geruchseindruck hervorzurufen. Wie Neuhaus (1955 a) feststellte, genügt zwar zur Erregung einer Sinneszelle ein einzelnes Geruchsmolekül, jedoch ist für den Schwellenreiz die Summation vieler Rezeptoren erforderlich. Die zeitliche Verschiebung um ca. 2 Sekunden kommt wahrscheinlich nicht nur durch eine langsame Diffusion der Moleküle zustande. Die größte Diffusionsstrecke beträgt in der Nase von *Desmodus* max. 4 mm. Es ist anzunehmen, daß dabei auch zentralnervöse Summationsprozesse mitwirken. Die Angabe von Geruchsschwellenwerten läßt keine Aussage über die Zahl der beim Riechvorgang beteiligten Moleküle zu, da nur ein geringer Teil der in der Atemluft vorhandenen Geruchsmoleküle die Riechschleimhaut erreicht.

Wegen der methodischen Schwierigkeiten ist eine endgültige Klärung, ob Mensch, Igel, Ratte oder Vampirfledermaus ein besseres Riechvermögen für Fettsäuren besitzen, z. Z. nicht möglich. Eindeutig größere Riechleistungen zeigt allerdings der Hund. Von allen Säugetieren sind seine olfaktorischen Fähigkeiten auch am eingehendsten untersucht worden (eine Zusammenfassung der Literatur über die Riechfähigkeit des Hundes findet sich bei Renwrantz 1973 und bei Zuschneid 1973). In Dressurversuchen waren Vampirfledermäuse im Auffinden von Buttersäure dem Menschen geringfügig, um den Faktor 4, überlegen (Schmidt 1973). Dies deutet darauf hin, daß die Geruchsschwelle für niedere Fettsäuren bei Mensch und *Desmodus* im gleichen Bereich liegt.

Obwohl die Absolutwerte nicht direkt vergleichbar sind, lassen sich zwischen den relativen Beziehungen der Geruchsschwellen Parallelen ziehen. Die Schwellenkurven verlaufen bei Aldehyden, Säuren und Alkoholen in charakteristischer Weise: Je kleiner die Anzahl der C-Atome in einem Molekül ist, desto mehr Moleküle sind notwendig, um eine Reaktion hervorzurufen. Mit zunehmender C-Atomzahl fällt die Geruchsschwelle, bei den Säuren bis C 4, den Aldehyden bis C 3, und steigt dann wieder leicht an. Ähnliche Beziehungen zwischen der Zahl der C-Atome und den Geruchsschwellen konnten bei fast allen Untersuchungen ermittelt werden. Bei den Säuren scheint der Abfall bis zur Buttersäure und ein Anstieg bei Valeriansäure typisch

zu sein. Zumindest der Mensch (SKRAMLIK 1948), der Hund (NEUHAUS 1953; MOULTON et al. 1960) und der Igel (BRETTING 1972) zeigen diese Charakteristika. Die Ergebnisse an Ratten (GRUCH 1957) weichen davon ab. Allerdings liegen bei ihnen nur die Schwellen für Essigsäure und Propionsäure vor und sind daher nicht direkt vergleichbar. Die abfallende Kurve in der Alkoholreihe findet sich auch beim Menschen (SKRAMLIK 1948), der Ratte (MOULTON und EAYRS 1960) und sogar bei Fliegen (DETHIER und YOST 1952). Olfaktorische Schwellen für Aldehyde sind nur an Fliegen bestimmt worden (DETHIER 1954). Auch hier fällt die Konzentration, bei welcher *Phormia* die Substanz ablehnt, mit steigender C-Atomzahl ab.

Ein Grundproblem der Geruchsforschung ist die Frage nach der Spezifität der Rezeptoren. Es erscheint unvorstellbar, daß für jede der Tausenden von verschiedenen Geruchsqualitäten besondere Sinneszellen ausgebildet sind. Alle der zahlreichen Geruchstheorien (z. B. AMOORE 1964; WRIGHT 1964; DAVIS 1971) gehen davon aus, daß eine begrenzte Anzahl von Rezeptortypen vorhanden ist. „Weiter wird angenommen, daß jede Riechzelle auf Reizung durch verschiedene Duftstoffe anspricht und jeder Duftstoff mehrere Riechzellenklassen in spezifischer Kombination erregt" (NEUHAUS 1956). Die Auswertung des Riecheindrucks erfolgt durch zentralnervöse Prozesse. Auf Grund histologischer Untersuchungen am Bulbus olfaktorius von Kaninchen nahmen ALLISON und WARWICK (1949) 24 Riechzellenklassen an. Daraus ergäben sich 2^{24} Kombinationsmöglichkeiten, d. h. 16 Millionen verschiedene Geruchsstoffe könnten getrennte Erregungsmuster hervorrufen (NEUHAUS 1956; GOLDENBERG 1967). Histologisch konnten im Riechepithel des Hundes 16 Rezeptortypen unterschieden werden (NEUHAUS 1955 b). Einen Hinweis auf eine begrenzte Spezifität der Rezeptoren geben Beobachtungen der partiellen Anosmie bei Menschen. Beispiele dafür, daß das Riechvermögen für einige Substanzen fehlt oder eingeschränkt ist, gibt GOLDENBERG (1967). Auch elektrophysiologisch konnte nachgewiesen werden, daß sich das Reaktionsspektrum für verschiedene Duftstoffe überschneidet (GESTELAND et al. 1963; SASS 1973). Bei Dressurversuchen mit einem Hund stellte NEUHAUS (1956) fest, daß die Riechschwelle für ein Gemisch aus Buttersäure und Isovaleriansäure tiefer liegt, als die Summe der Einzelschwellen. Dagegen entspricht die Schwelle für das Gemisch Buttersäure - α - Ionon etwa der Summe der Einzelschwellen. Diese Befunde lassen sich nur dadurch erklären, daß „. . . durch ähnliche Duftstoffe teilweise äquivalente Riechrezeptoren, durch unähnliche inäquivalente Riechrezeptoren erregt werden".

Es erhebt sich die Frage, ob bei verschiedenen Tieren die gleichen Rezeptortypen vorkommen, und wie die zahlenmäßige Relation der Sinneszelltypen zueinander ausgeprägt ist. Kleinsäuger, wie Insektivoren, Nager und Fledermäuse können ihre Riechschärfe nur bis zu einem gewissen Grad dadurch erhöhen, daß die Zahl der Geruchsrezeptoren vermehrt wird. Die Körpergröße setzt der Ausdehnung der Riechschleimhaut, selbst bei komplizierter Faltung der Conchae, eine Grenze. Der Platz für die Akzeptoren (KAFKA 1971) läßt sich auch durch die Verkleinerung der Sinneszellen oder die Vermehrung der Cilienstrukturen an den Riechkölbchen (z. B. SEIFERT und ULE 1967) nicht unendlich vervielfachen. Um biologisch sinnvolle Gerüche in geringsten Konzentrationen wahrzunehmen, bestände jedoch die Möglichkeit, daß sehr spezifische Rezeptoren, z. B. für Pheromone, gehäuft auftreten (SCHNEIDER et al. 1964). Zum anderen könnten Rezeptortypen für wichtige Duftstoffklassen vermehrt angelegt sein, während solche für bedeutungslose Gerüche in geringerer Zahl vorhanden sind. In diesem Falle müßten die Schwellen für verschiedene Geruchsstoffe bei den Tierarten unterschiedliche Relationen besitzen. Bei Ableitungen im Bulbus olfactorius von Kaninchen und Katzen fand ADRIAN (1948), daß pflanzliche Gerüche bei Kaninchen eine starke, verwesendes Fleisch aber nur eine geringe elektrische Aktivität

hervorriefen. Die Beziehungen bei den Katzen dagegen waren gerade umgekehrt. Vergleicht man die Geruchsschwellenkurven des Menschen (SKRAMLIK 1948) mit denen von *Desmodus,* so fällt auf, daß die Fettsäurewerte des Menschen unter denen der Vampirfledermäuse liegen, für die Alkohole und für Acetaldehyd jedoch besitzt *Desmodus* eine größere Riechschärfe. Obwohl Mensch und *Desmodus* mit verschiedenen Methoden untersucht wurden, ist anzunehmen, daß die Relationen der Schwellenwerte gleich bleiben. Ähnliche Verhältnisse finden sich zwischen den untersuchten Fledermausarten: Propanal und Methylbutyrat werden von *Desmodus* und *Artibeus* gleich gut wahrgenommen, während die Schwelle für Buttersäure bei *Artibeus* höher liegt. Für einen reinen Fruchtfresser, wie *Artibeus,* besitzen die Fettsäuren sicher nicht die gleiche Bedeutung wie für die Vampirfledermäuse, die Warmblüter als Beutetiere auffinden müssen.

Generelle Aussagen über die Riechfähigkeit eines Tieres sind zur Zeit nicht möglich. Es können immer nur die Schwellenwerte für den untersuchten Duftstoff angegeben werden, was nicht ausschließt, daß für andere Gerüche sehr viel bessere oder schlechtere Riechleistungen vorhanden sind. Wegen ihrer Aufspaltung in spezialisierte Ernährungstypen sind die Fledermäuse besonders gut geeignet, Unterschiede im Geruchsvermögen aufzuzeigen.

Danksagung

Herrn Prof. Dr. H. SCHNEIDER möchte ich herzlich für die Unterstützung der Arbeit danken. Ebenso Herrn Dr. KAFKA für die Bestimmung der Molekülzahlen und Herrn Dr. H. ERKERT, der mir die kolumbianischen Fledermäuse zur Verfügung stellte. Mein besonderer Dank gilt der Deutschen Forschungsgemeinschaft, die diese Arbeit mit Sachmitteln unterstützte.

Zusammenfassung

Für die Untersuchung der Riechschwellen bei Fledermäusen wurde ein Olfaktometer entwickelt, mit dem es möglich war, kurze Duftreize zu setzen. Der olfaktorische Reiz war mit einem elektrischen Schock gekoppelt, den die Tiere durch Anziehen einer Hinterextremität abschalten, bzw. vermeiden konnten. Die Fledermäuse reagierten auf den Riechstoff mit einer Erhöhung der Atemfrequenz (bei hohen Konzentrationen teilweise auch der Herzfrequenz). Zur Bestimmung der Riechschwelle wurde die Atemfrequenz der Versuche mit Duftstoff mit der geruchsfreier Kontrollen statisch verglichen.

An Vampirfledermäusen *(Desmodus rotundus)* konnte die Riechschwelle für 15 Substanzen (Fettsäuren, Aldehyde, Alkohole, Ester) ermittelt werden. Den niedrigsten Schwellenwert besaßen die Tiere für Propanal mit $6 \cdot 10^8$ Moleküle / cm³ Luft. Bei vergleichenden Untersuchungen an den neotropischen Chiropterenarten *Artibeus lituratus* und *Phyllostomus discolor* fanden sich unterschiedliche Riechleistungen. Zwar lagen die Schwellen für Propanal bei allen drei Fledermausarten im gleichen Bereich ($6 \cdot 10^8 - 6 \cdot 10^9$ Moleküle / cm³), Methylbutyrat wurde jedoch von Phyllostomus ($1{,}8 \cdot 10^9$) geringfügig besser wahrgenommen als von *Desmodus* und *Artibeus* ($1{,}8 \cdot 10^{10} - 6 \cdot 10^{10}$). Bei Buttersäure lag *Artibeus* ($9 \cdot 10^{11} - 3 \cdot 10^{12}$) um den Faktor 30–100 über den Schwellen der beiden anderen Arten ($9 \cdot 10^9 - 9 \cdot 10^{10}$).

Summary

Olfactory thresholds in three neotropical bat species
(Desmodus rotundus, Artibeus lituratus, Phyllostomus discolor)

With a conditioning method, whereby the stimulus was reinforced by electrical shock, olfactory thresholds of 3 neotropical bat species were determined. Changes in the respiration frequency and heart rate (ECG) were used as indicators of odour perception. In *Desmodus* 15 aliphatic odourants (aldehydes, acids, alcohols, ester) were investigated. The lowest threshold was obtained with propionic aldehyde ($6 \cdot 10^8$ molecules/cm³). In *Artibeus* and *Phyllostomus,* propionic aldehyde, butyric acid and butyric methyl ester were employed. Whereas with propionic aldehyde and butyric methyl ester no significant differences were found between the bat species, there was a marked difference in the case of butyric acid:

Desmodus and *Phyllostomus* demonstrated the same olfactory threshold $9 \cdot 10^{9} - 9 \cdot 10^{10}$ molecules/cm^3), whereas *Artibeus* did not detect more than $9 \cdot 10^{11} - 3 \cdot 10^{12}$ molecules/cm^3 of the butyric acid.

Literatur

Adrian, E. D. (1948): The sense of smell. Advances Sci. **4,** 287—292.

— (1951): Olfactory discrimination. L'Année Psychologique **50,** 107—113.

Allison, V. C.; Katz, S. H. (1919): An investigation of stenches and odors for industrial purposes. J. industr. Eng. Chem. **2,** 336—338.

Allison, A. C.; Warwick, R. T. T. (1949): Quantitative observations on the olfactory system of the rabbit. Brain **72,** 186—197.

Amoore, J. E. (1964): Current status of the steric theory of odor. Ann. N. Y. Acad. Sci. **116,** 457—476.

Ashton, E. H.; Eayrs, J. T.; Moulton, D. G. (1957): Olfactory acuity in the dog. Nature **179,** 1069—1070.

Baron, G. (1973): Volumetrischer Vergleich sensorischer Hirnstrukturen bei Fledermäusen. Period. biol. **75,** 47—53.

Behrend, K. (1971): Riechen in Wasser und in Luft bei *Dytiscus marginalis* L. Z. vergl. Physiol. **75,** 108—122.

Blum, M. S.; Brand, J. M. (1972): Social insect pheromones: Their chemistry and function. Am. Zoologist **12,** 553—576.

Bretting, H. (1972): Die Bestimmung der Riechschwellen bei Igeln *(Erinaceus europaeus* L.) für einige Fettsäuren. Z. Säugetierkunde **37,** 286—311.

Butenandt, A. (1955): Zur Kenntnis der Sexualduftstoffe. Naturw. Rdsch. **8,** 458—464.

Davies, J. T. (1971): Olfactory theories. In: Handbook of Sensory Physiology. Vol. IV. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag.

Dethier, V. G. (1954): Olfactory responses of blowflies to aliphatic aldehydes. J. Gen. Physiol. **37,** 743—751.

Dethier, V. G.; Yost, M. T. (1952): Olfactory stimulation of blowflies by homologous alkohols. J. Gen. Physiol. **35,** 823—839.

Eayrs, J. T.; Moulton, D. G. (1960): Studies in olfactory acuity. I. Measurement of olfactory thresholds in the rat. Quart. J. Exp. Psychol. **12,** 90—98.

Eisentraut, M. (1957): Aus dem Leben der Fledermäuse und Flughunde. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag.

Fink, E. (1965): Geruchsorgan und Riechvermögen bei Vögeln. Zool. Jb. Physiol. **71,** 429—450.

Fleming, T. H.; Hooper, E. T.; Wilson, D. E. (1972): Three central american bat communities: Structure, reproductive cycles, and movement patterns. Ecology **53,** 555—569.

Gesteland, R. C.; Lettvin, J. Y.; Pitts, W. H.; Rojas, A. (1963): Odor specifities of frog's olfactory receptors. In: Olfaction and Taste. Oxford: Pergamon Press.

Goldenberg, D. M. (1967): Geruchswahrnehmung und Schwellen von Duftgemischen beim Menschen. Hals-, Nasen- und Ohrenheilkunde. Hrsg.: Hermann, A.; Jakobi, H. Leipzig: Joh. Ambrosius Barth Verlag.

Goodwin, G. G.; Greenhall, A. M. (1961): A review of the bats of Trinidad and Tobago. Am. Mus. Nat. Hist. **122.**

Greenhall, A. M. (1963): Use of mist nets and strychnine for vampire control in Trinidad. J. Mamm. **44,** 396—399.

— (1965): Aspects of ecology in vampire bat control in Trinidad. Anais do segundo Congresso Latino—Americano de Zoologia. Sao Paulo, Brazil, 321—326.

— (1972): The biting and feeding habits of the vampire bat, *Desmodus rotundus.* J. Zool., Lond., **168,** 451—461.

Grosser, O. (1902): Zur Anatomie der Nase und des Rachens der einheimischen Chiropteren. Morph. Jb. **29,** 1—77.

Gruch, W. (1957): Über die Riechfähigkeit bei Wanderratten. Zool. Jb., Abt. Physiol. **67,** 65—80.

Jones, F. N. (1955): The reliability of olfactory thresholds obtained by sniffing. Am. J. Psychol. **68,** 289—290.

Kafka, W. A. (1970): Molekulare Wechselwirkung bei der Erregung einzelner Riechzellen. Z. vergl. Physiol. **70,** 105—143.

— (1971): Molekül und Riechzelle. Umschau **71,** 464—468.

Kaissling, K.-E. (1971): Insect olfaction. In: Handbook of Sensory Physiology. IV. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag.

Kämper, R.; Schmidt, U.: Die Morphologie der Nasenhöhle bei einigen neotropischen Chiropteren (in Vorb.).

KOLB, A. (1961): Sinnesleistungen einheimischer Fledermäuse bei der Nahrungssuche und Nahrungsauswahl auf dem Boden und in der Luft. Z. vergl. Physiol. **44**, 550—564.
— (1971): Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen der Nasenhöhle und des Riechepithels einiger Fledermausarten. Z. Säugetierkunde **36**, 202—213.
— (1973): Riechverhalten und Riechlaute der Mausohrfledermaus *(Myotis myotis)*. Z. Säugetierkunde **38**, 277—284.
— PISKER, W. (1964): Über das Riechepithel einheimischer Fledermäuse. Z. Zellforschung **63**, 673—681.
KRISTON, L. (1971): Zum Problem des Lernverhaltens von *Apis mellifica* L. gegenüber verschiedenen Duftstoffen. Z. vergl. Physiol. **74**, 169—189.
KULZER, E. (1958): Untersuchungen über die Biologie von Flughunden der Gattung *Rousettus* Gray. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **47**, 374—402.
— (1960): Physiologische und morphologische Untersuchungen über die Erzeugung der Orientierungslaute von Flughunden der Gattung *Rousettus*. Z. vergl. Physiol. **43**, 231—268.
— (1962): Über die Jugendentwicklung der Angola-Bulldogfledermaus *Tadarida (Mops) condylura* (A. Smith, 1833) (Molossidae). Säugetierkdl. Mitt. **10**, 116—124.
MANN, G. (1951): Esquema ecologico de selva, sabana y cordillera en Bolivia. Santiago: Univ. de Chile.
— (1960): Neurobiologia de *Desmodus rotundus*. Invest. Zool. Chil. **6**, 79—99.
MATHEWS, D. F. (1972): Response patterns of single neurons in the tortoise olfactory epithelium and olfactory bulb. J. Gen. Physiol. **60**, 166—180.
MITSUMOTO, T. (1926): Olfaktometrische Untersuchungen. Z. Sinnesphysiol. **57**, 144—165.
MÖHRES, F. P.; KULZER, E. (1956): Über die Orientierung der Flughunde (Chiroptera — Pteropodidae). Z. vergl. Physiol. **38**, 1—19.
MORIMURA, S. (1933/34): Untersuchungen über den Geruchssinn. Tohoku J. Exper. Med. **22**, 417—448.
MOULTON, D. G. (1960): Studies in olfactory acuity. 5. The comparative olfactory sensitivity of pigmented and albino rats. Anim. Behav. VIII, 129—133.
— (1961): Studies in olfactory acuity. III. Relative detectability of n-aliphatic acetates by the rat. Quart. J. Exp. Psychol. **13**, 203—213.
MOULTON, D. G.; ASHTON, E. H.; EAYRS, J. T. (1960): Studies in olfactory acuity. 4. Relative detectability of n-aliphatic acids by the dog. Anim. Behav. VIII, 117—128.
MOULTON, D. G.; EAYRS, J. T. (1960): Studies in olfactory acuity. II. Relative detectability of n-aliphatic alcohols by the rat. Quart. J. Exp. Psychol. **12**, 99—109.
MÜLLER, W. (1968): Die Distanz- und Kontakt-Orientierung der Stechmücken *(Aedes aegypti)* (Wirtsfindung, Stechverhalten und Blutmahlzeit). Z. vergl. Physiol. **58**, 241—303.
NADER, J. S. (1958): Current techniques of odor measurement. A. M. A. Arch. Industr. Health **17**, 537—541.
NELSON, J. E. (1965): Behaviour of Australian Pteropodidae (Megachiroptera). Anim. Behav. **13**, 544—557.
NEUHAUS, W. (1953): Über die Riechschärfe des Hundes für Fettsäuren. Z. vergl. Physiol. **35**, 527—552.
— (1955a): Die Unterscheidung von Duftquantitäten bei Mensch und Hund nach Versuchen mit Buttersäure. Z. vergl. Physiol. **37**, 234—252.
— (1955b): Die Form der Riechzellen des Hundes. Naturwiss. **12**, 374—375.
— (1956): Die Riechschwelle von Duftgemischen beim Hund und ihr Verhältnis zu den Schwellen unvermischter Duftstoffe. Z. vergl. Physiol. **38**, 238—258.
NEUWEILER, G. (1962): Bau und Leistung des Flughundauges *(Pteropus giganteus gig.* Brünn). Z. vergl. Physiol. **46**, 12—56.
— (1966): Interaction of other sensory systems with the sonar system. In: BUSNEL, R. G. (Ed.), Les systèmes sonars animaux. Frascati.
— (1969): Verhaltensbeobachtungen an einer indischen Flughundkolonie *(Pteropus g. giganteus* Brünn). Z. Tierpsychol. **26**, 166—199.
OTTOSON, D. (1971): The electro-olfactogram. In: Handbook of Sensory Physiology. Vol. IV. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag.
PASSY, J. (1896): Revue génerale sur les sensations olfactives. L'Anneé Psychol. **2**, 363—410.
PFAFFMANN, C. (1971): Sensory reception of olfactory cues. Biol. Reprod. **4**, 327—343.
RANDEBROCK, R. E. (1970): Über den Einsatz eines Olfaktometers. J. Soc. Cosmetic Chemists **21**, 289—297.
RENWRANTZ, L. (1973): Freilandversuche mit Hunden zur Bestimmung der Riechschwelle für Buttersäure. Z. Säugetierkunde **38**, 38—63.
ROER, H. (1969): Zur Ernährungsbiologie von *Plecotus auritus* (L.) (Mamm. Chiroptera). Bonner Zool. Beitr. **20**, 378—383.

SASS, H. (1973): Das Zusammenspiel mehrerer Rezeptortypen bei der nervösen Codierung von Geruchsqualitäten. Verh. Deutschen Zool. Ges. **66**, 198—201.

SCHMIDT, U. (1973): Olfactory threshold and odour discrimination of the vampire bat *(Desmodus rotundus)*. Period. biol. **75**, 89—92.

SCHMIDT, U.; GREENHALL, A. M. (1971): Untersuchungen zur geruchlichen Orientierung der Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus)*. Z. vergl. Physiol. **74**, 217—226.

— — (1972): Preliminary studies of the interactions between feeding vampire bats, *Desmodus rotundus*, under natural and laboratory conditions. Mammalia **36**, 241—246.

SCHMIDT, U.; GREENHALL, A. M.; LOPEZ-FORMENT, W. (1970): Vampire bat control in Mexico. Bijdragen tot de Dierkunde **40**, 74—76.

— — — (1971): Ökologische Untersuchungen der Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus)* im Staate Puebla, Mexiko. Z. Säugetierkunde **36**, 360—370.

SCHMIDT, U.; MANSKE, U. (1973): Die Jugendentwicklung der Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus)*. Z. Säugetierkunde **38**, 14—33.

SCHNEIDER, D.; LACHER, V.; KAISSLING, K.-E. (1964): Die Reaktionsweise und das Reaktionsspektrum von Riechzellen bei *Antheraea pernyi* (Lepidoptera, Saturnidae). Z. vergl. Physiol. **48**, 632—662.

SCHWARZ, R. (1955): Über die Riechschärfe der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. **37**, 180—210.

SEIFERT, K.; ULE, G. (1967): Die Ultrastruktur der Riechschleimhaut der Maus. Z. Zellforsch. mikrosk. Anat. **76**, 147—169.

SKRAMLIK, E. v. (1948): Über die zur minimalen Erregung des menschlichen Geruchs- bzw. Geschmackssinnes notwendigen Molekülmengen. Pflügers Arch. **250**, 702—716.

STEPHAN, H. (1967): Zur Entwicklungshöhe der Insektivoren nach Merkmalen des Gehirns und die Definition der „Basalen Insektivoren". Zool. Anz. **179**, 177—199.

STEPHAN, H.; PIRLOT, P. (1970): Volumetric comparisons of brain structures in bats. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **8**, 200—236.

SUTHERS, R. A. (1970): Vision, olfaction, taste. In: WIMSATT, Biology of bats, vol. II. New York—London: Academic Press.

TUCKER, D. (1971): Nonolfactory responses from the nasal cavity: Jacobson's Organ and the trigeminal system. In: Handbook of Sensory Physiology. Vol. IV. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag.

VARESCHI, E. (1971): Duftunterscheidung bei der Honigbiene — Einzelzell-Ableitungen und Verhaltensreaktionen. Z. vergl. Physiol. **75**, 143—173.

VILLA-R., B. (1966): Los murcielagos de Mexico. Mexico: Inst. Biol., Univ. Nac. Auton.

WRIGHT, R. H. (1964): Odour and molecular vibration: the far infra-red spectra of some perfume chemicals. Ann. N. Y. Acad. Sci. **116**, 552.

ZUSCHNEID, K. (1973): Die Riechleistung des Hundes. Diss. Fachber. Veterinärmed. Berlin: Freie Universität.

Anschrift des Verfassers: Dr. UWE SCHMIDT, Zoologisches Institut, D — 53 Bonn, Poppelsdorfer Schloß

On the pelvic girdle of cetaceans of the genus *Mesoplodon* Gervais, 1850

By. W. M. A. de Smet

Receipt of Ms. 6. 12. 1974

Introduction

It has been claimed by Slijper in his very interesting text-book on cetaceans, "Walvissen" (1958, p. 67), that pelvic bones are absent in the female specimens of the pigmy sperm-whale and of the *Mesoplodon*[1], and that the absence of these bones represents an extreme stage in the reduction of the pelvic girdle in the cetaceans.

Slijper's contention on this absence of pelvic bones in the female *Mesoplodon* is very surprizing, because one cannot find any information on this subject in classical text-books on cetaceans (van Beneden and Gervais 1868–1880; Tomilin 1969), nor in studies on the skeletons of *Mesoplodon* (True 1910; Harmer 1925; Raven 1937), nor in recent studies on *Mesoplodon* (those of Nishiwaki and his collaborators), nor in Slijper's very extensive work on cetacean anatomy (1936), nor in any of his other studies. As E. J. Slijper does not give any reference to a source of information, it seems interesting to investigate where the information comes from and how the state of the pelvic girdle is in *Mesoplodon* of different sex, age and species.

The pelvic girdle in the Cetacean has already been a matter of much research. It consists of a pair of bilaterally situated bony structures, without any connection to the vertebral column. The most complete study on these structures is that of Abel (1908): this author distinguishes several steps in the reduction, but does not seem to have known any case of a complete absence of this girdle. In most cetacean species this pelvic structures consist of only a single bone at either side, and this bone is considered by Abel to be the remainder of the ileum (the cranial part) and the ischion (the caudal part), both in complete coalescence.

This opinion has been shared by van Deinse (1931, pp. 195–241) in his investigation on 45 pelvic girdles of the harbour porpoise, *Phocoena phocoena* (Linnaeus, 1758). This author has also paid a peculiar attention to the differences between the girdles of male and female specimens and of different age. Although a lot of van Deinse's contentions are subject to discussion, because of the illogical working method (see van Bree 1973), it is evident that in male specimens the pelvic bones are larger, longer, broader, thicker and especially heavier than those of female specimens of the same length.

This sexual difference in the pelvic bones may be seen in relation to the presence of the large crus penis and the well developed ischiocavernosus muscle of the male, both taking their origin on the rudimentary pelvic bone and needing a good base of fixation, while the corresponding structures in the female are but poorly developed. These anatomical features indicate that in male cetaceans the pelvic

[1] E. J. Slijper uses the respective dutch terms "Dwergpotvis" and "Spitssnuitdolfijn". But the latter term may cover in addition the peculiar species *Mesoplodon bidens* (Sowerby, 1804), encountered in the North Sea, as well as all other representatives of the genus *Mesoplodon* Gervais, 1850.

Z. Säugetierkunde 40 (1975) 299—303

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

bones still have a functional role in the act of copulation, while in the female such a role is very limited.

In some species like the pigmy sperm-whale, *Kogia breviceps* (Blainville, 1838), the pelvic bones do not exist even in the male sex and are replaced by ligaments, as the investigations of SCHULTE and SMITH (1918, pp. 47—48) have shown. A similar absence has been described in the Ganges dolphin, *Susu gangetica* (Roxburgh, 1801), but VAN DEINSE (1931, p. 201) contests it.

Statements on the pelvic girdle in specimens of *Mesoplodon*

The problem now is whether in *Mesoplodon* a similar absence of the pelvic girdle happens to be the case. For verifying this absence museum skeletons are not a good source of information, because in many of them the pelvic bones are lacking, having been overlooked or lost during the preparation of the skeleton[2]. Only the presence of such bones in the skeleton may yield as a positive information point. The present author has inspected 5 skeletons (3 females, 1 male and 1 of unknown sex) in the Brussels Museum (Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique, — Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen) and 5 (4 females, 1 of unknown sex) in the Leyden Museum (Rijksmuseum voor Natuurlijke Historie, Leiden, Netherlands). Only in 1 of the 7 (or 9?) female skeletons pelvic bones (both being 74 mm long) are present, and this skeleton belongs to the species *Mesoplodon grayi* von Haast, 1876. The absence of pelvic bones in the 6 (or 8?) other female skeletons, all belonging to the species *Mesoplodon bidens* (Sowerby, 1804) may be significative, but remains inconclusive.

In the case of the male *Mesoplodon bidens* there is no doubt about the presence of pelvic bones, and the present author has seen their presence himself in a 4,6 m long male of this species, stranded on the Belgian coast in 1969 (DE SMET 1974). ABEL (1908) has described (pp. 179—180) and figurated (fig. 51) all details of the male pelvic girdle; in his specimen (4,6 m long) they are a pair of slender bones, respectively 73 and 75 mm long. Several authors have cited their presence in other specimens.

Although they are present in the adult male specimens, they may remain for a long period in a cartilaginous state. In this respect an interesting observation has been made by the present author in a radiograph of a 40,5 cm male foetus of *Mesoplodon bidens,* found in a female of the Belgian coast. This foetus may have been some 6 months old, when one refers to the conjectures expressed by JONSGÅRD and HØIDAL (1957) on the growth of this species. Ossification has proceeded very well in the different parts of the skeleton of this foetus, but there was still no trace of it in the pelvic girdle.

Another interesting fact about these bones may be seen in the study of NISHIWAKI et al. (1972) on a male *Mesoplodon ginkgodens* (Nishiwaki and Kamyia 1958) of 477 cm, stranded at Ito (Japan). These authors have represented the pelvic

[2] As an example of this absence of pelvic bones, one may cite that in the 22 cetacean skeletons of an exhibition room of the Brussels Museum 14 of them do not have pelvic bones. — Even when the dissection of a specimen has been done by an experienced taxidermist under the guidance of an interested zoologist, there is no guarantee of conservation of these bones. The present author himself has had an unfortunate experience with a male *Mesoplodon bidens* of the Belgian coast in 1969: its pelvic bones had been lost although they had been transmitted to a skilled taxidermist, who was conscious of their value. In another case the pelvic bones of an harbour porpoise, *Phocoena phocoena,* were saved at the last moment.

girdle of this specimen (their fig. 9) without giving any description nor commentary on it. It is interesting to note that at the left side the pelvic bone consists of two pieces. This configuration gives the impression not to be the result of a transverse rupture of a single bone, but to be an entity of two separate bones, perhaps linked one to another by cartilage or by a ligament. It would be tempting to recognize in these two bones the ileum and the ischion, that ABEL has considered to be the components of the pelvic bone of most cetaceans.

It may not be excluded that at an older age these two bones would have formed a single one, like that of the right side. But it is also possible that this existence of two bones is the result of a pathological desossification. While in adult male specimens there does not seem to be any doubt as to the existence of pelvic bones, the problem remains for the female specimens of *Mesoplodon bidens,* because none of the inspected museum skeletons showed these bones and because nowhere in literature could a statement on their presence be found.[3]

For this reason the best conclusive information could be yielded by an examination of a fresh cadaver. However it occurs only very rarely that somebody has such an opportunity to do this because of the rareness of the species. Even when a stranding occurs, information may come too late. This occurred in October 1972, when an adult female *Mesoplodon bidens* of 4,75 m accompained by a young female of 2,70 m was stranded on the Belgian coast. The next night the body of the adult female has been quickly dissected by unexperienced people, who payed no attention to the pelvic bones. The young female has lived three days in a delphinarium. Fortunately its lumber region has been inspected and two small pelvic bones, still in a cartilaginous state, were found.

If in a young female of *Mesoplodon bidens* of 2,70 m the pelvic bones are still in a cartilaginous state, it is quite possible that these bones remain cartilaginous during all life. This would explain their absence in the 6 skeletons of these species in the two Museums.

It is interesting to note here the observation of the Belgian biologist DUMORTIER, who gave in 1839 the first good description of *Mesoplodon bidens.* He studied a skeleton of a female that had stranded in 1835 in Ostend and had been prepared by a local taxidermist, PARET, being exhibited in the private collection of the latter. In DUMORTIER's study (p. 11) one can read: "Le squelette d'Ostende n'a présenté aucune trace de bassin; peut-être cet organe n'était-il pas encore ossifié." It cannot be excluded that DUMORTIER had been well informed by the taxidermist, who probably had some knowledge of cetacean anatomy, and who could have stated the absence of the bones. In any case, DUMORTIER's conjecture might be right. When later this skeleton came to the Brussels Museum, VAN BENEDEN has made a new description of it, but he has not paid any attention to the absence of the pelvic bones.

Did DUMORTIER's description give inspiration to SLIJPER for writing that the pelvis bones were absent in the female *Mesoplodon?* Or did SLIJPER observe it himself? Or did he know it from taxidermists or from his colleague VAN DEINSE? In any case a few laconical statements by VAN DEINSE touch on this problem. In 1946, when giving information on a female *Mesoplodon bidens* stranded in 1932 in the Netherlands and whose skeleton is in the Leyden Museum, VAN DEINSE stated briefly (p. 151) that in this animal (or in its skeleton in the museum?) no pelvic girdle had been

[3] In his work on *Pseudorca crassidens* (Owen), SLIJPER (1939, p. 258) gives several informations on the pelvic bones of other cetaceans, and states the presence of a cranial processus on those of a female *Mesoplodon bidens* of the Leiden Museum (museum specimen n° 1638). It is this specimen that has been recognized later to be a *Mesoplodon grayi.*

found. On the same way he later (1948, p. 23) says of two female *Mesoplodon bidens*, both 5,3 m long, stranded in 1947 on the island of Texel (Netherlands) that the animals (or their skeletons?) had no remains of a pelvic girdle. In no case it is clear that VAN DEINSE had assisted at the dissection, nor whether he had been informed of statements made during the dissection, nor if he just observed the absence of the pelvic bones in the mounted skeletons.

A similar brief statement may be seen in the study of THORPE (1938) on a skeleton of a female *Mesoplodon mirus* (TRUE 1913) of 15 feet and 6 inches; after stating that the skeleton had been skullfully prepared (p. 354), the phrase (p. 362) "No pelvic bones were present" must merit attention.

In any case such a laconic negative saying provides more information than RAVEN's study (1937) on the skeleton of a female *Mesoplodon europaeus* (GERVAIS 1855) of 4,67 m and a *Mesoplodon mirus* (TRUE 1913) of 4,87 m, where no phrase tells anything on the pelvic girdle.

Conclusions

Resuming the above statements one may say:

1. The reduced pelvic girdle of the cetaceans has still some role in the male specimens as a fixation base for some structures of the penis.
2. Absence of a pelvic girdle seems to be the case in a few cetacean species, e. g. *Kogia breviceps.*
3. In a 40,5 cm male foetus (probably being six months old) of *Mesoplodon bidens,* ossification was occuring in most parts of the skeleton, but not in the pelvic girdle.
4. In a young female *M. bidens,* 2,70 m long, the pelvic girdle was represented by two small cartilaginous pieces.
5. In adult females of *M. bidens* probably no ossified pelvic bones exist; in any case none of the museum skeletons inspected had a pelvic girdle and several brief references in literature make to believe that the girdle is truly absent.
6. In the adult females of *M. mirus* and *M. europaeus* a similar state may obtain but the information is too scanty.
7. In a museum skeleton of an adult female of *M. grayi* a pair of ossified bones is present as representatives of a pelvic girdle.
8. In an adult male of *M. ginkgodens,* stranded in 1971 in Japan, two separated bones represented the pelvic girdle at the left side and a single bone did so at the right side.
9. In adult males of *M. bidens* a pair of slender bones represents the pelvic girdle.

These facts give the impression that in the different species of the genus *Mesoplodon* the pelvic girdle is involved in a very special process of reduction. This process may be different from one species to another, but is much more pronounced in the female specimens than in the male ones.

A careful investigation of the ossification state of the pelvic girdle of any representative of this genus or of allied genera would allow to have some better insight in the state of the reduction than we have at present. Unfortunately all these species seem to be rare (MOORE 1968).

Acknowledgements

The author is thankful to M. P. DE BLOCK who has raised this problem and to M. X. MISONNE, head of the Department of Vertebrates of the Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique — Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen, and to M. A. M. HUSSON, curatur of the mammal collections in the Rijksmuseum voor Natuurlijke Historie, who gave access to this valuable study material.

Summary

The ossification of the reduced pelvic girdle in representatives of the cetacean genus *Mesoplodon* Gervais, 1850 begins late in foetal life in the male specimens and probably never occurs in the female specimens of a few species.

Zusammenfassung

Über den Beckengürtel bei Cetaceen der Gattung Mesoplodon Gervais, 1850

Die Verknöcherung des reduzierten Beckengürtels des Cetaceen-Genus *Mesoplodon* Gervais, 1850 fängt bei männlichen Individuen erst spät embryonal an und findet scheinbar niemals bei weiblichen Tieren statt. Das gilt jedoch nur bei bestimmten Arten.

References

Abel, O. (1908): Die Morphologie der Hüftbeinrudimente der Cetaceen. Denkschr. kais. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Classe **81,** 139—195.

Beneden, P. J. van (1863): Sur un dauphin nouveau et un Ziphioïde rare. Mém. cour. Acad r. Belg., Cl. Sci. 16, 27—46.

Beneden, P. J. van; Gervais, P. (1868—1880): Ostéographie des cétacés vivants et fossiles. Paris: Bertrand.

Bree, P. J. H. van (1972): On the length and weight of the pelvic bones in the harbour porpoise, *Phocoena phocoena* (Linnaeus, 1758) in relation to age and sex. Lutra **15,** 8—12.

Deinse, A. B. van (1931): De walvischachtige dieren van Nederland. Amsterdam: Uitg. Paris.

— (1946): De recente Cetacea van Nederland van 1931 tot en met 1944. Zool. Meded. **26,** 139—210.

— (1948): De Nederlandse Cetacea van 1948. Zeepaard **8,** 23—24.

— (1970): Jaaroverzichten Strandingen Cetacea. 1942 t/m 1951, polycopy text, 31 pp., made by P. J. H. van Bree.

Dumortier, B. C. (1839): Mémoire sur le Delphinoptère microrhynche échoué à Ostende. Mém. Acad. r. Belg., Cl. Sciences **12,** 13 pp.

Harmer, J. F. (1924): On *Mesoplodon* and other beaked whales. Proc. Zool. Soc. 1924, 541—587.

Jonsgård, Å.; Høidal, P. (1957): Strandings of Sowerby's whale *(Mesoplodon bidens)* on the West coast of Norway. Norsk Hvalf. Tid. **46,** 507—512.

Moore, J. C. (1968): Relationships among the living genera of beaked whales with classifications, diagnoses and keys. Fieldiana **53,** 205—298.

Nishiwaki, M. (1962): *Mesoplodon bowdoini* stranded at Akiti Beach, Sea of Japan. Sci. Rep. Whales Res. Inst. Tokyo **16,** 61—77.

Nishiwaki, M.; Kasuya, T.; Kurea, K.; Oguro, N. (1972): Further comments on *Mesoplodon ginkgodens.* Sci. Rep. Whales Res. Inst. Tokyo **24,** 43—56.

Raven, H. C. (1937): Notes on the taxonomy and osteology of two species of *Mesoplodon (M. europaeus* Gervais, *M. mirus* True). Amer. Mus. Novit. **905,** 1—30.

Schulte, H. W.; Smith, M. de F. (1918): The external characters, skeletal muscles and peripheral nerves of *Kogia breviceps (*Blainville). Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **38,** 8—72.

Slijper, E. J. (1936): Die Cetaceen vergleichend-anatomisch und systematisch. Capita zool. **7,** 1—590.

— (1938): Die Sammlung rezenter Cetacea des Musee royal d'Histoire naturelle de Belgique. Bull. Mus. r. Hist. nat. Belg. **14,** 10, 33 p.

— (1939): *Pseudorca crassidens* (Owen), ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Cetaceen. Zool. Meded. Leiden, **21,** 241—366.

— (1958): Walvissen. Amsterdam: Centen Uitg. Mij.

Smet, W. M. A. de (1970): Deux cétatés rares de notre côte. Natural. belges **51,** 118—124.

— (1974): Inventaris van de Walvisachtigen (Cetacea) van de Vlaamse kust en de Schelde. Bull. Inst. r. belge Sci. nat., Biol. **50,** 1, 156 pp.

Thorpe, M. R. (1938): Notes on the osteology of a beaked whale. J. Mamm. **19,** 354—362.

Tomilin, A. G. (1967): Mammals of the USSR and adjacent countries. **IX:** Cetacea. Israel Progr. Scient. Transl.

True, F. W.: (1910): An account of the beaked whales of the family Ziphiidae in the collection of the United States National Museum, with remarks on some specimens in other American museums. Bull. US Nation. Mus. **73.**

Author's address: W. M. A. De Smet, Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen, Dept. Recente Vertebraten, Vautierstraat 31, Brussel 4, Belgïe

Adaptive evolution of the equid foot

By Ann Forsten

Zoological Institute, University of Helsinki

Receipt of Ms. 9. 12. 1974

The mode of evolution of equid foot anatomy and locomotion has repeatedly been subject for inquiry. Camp and Smith (1942) studied the phylogeny and function of the digital ligaments, Robb (1936) and Forsten (1968, 1973) proportions of the distal limb bones, and Sondaar (1968) anatomy and function of the front foot. The mode of inception of different locomotive adaptations in the Equidae is not fully known; the present paper is a discussion of some changes observed in fossil equids at the shift to monodactyly, and of parallel adaptations in a persistently tridactyl genus.

Camp and Smith (1942) and Sondaar (1968) showed that in pad-footed tridactyl horses, i. e. the sub-family Anchitheriinae except the genera *Parahippus* and *Archaeohippus*, the foot was probably supported by pads, which were lost in the tip-toed tridactyl forms, i. e. polydactyl horses of the sub-family Equinae leaving the central toe supported by the distal phalanx alone. The monodactyl Equinae differ from the polydactyl ones in the side toes having become reduced to short splints. The inclination of the foot to the ground probably differed between these groups: Sondaar showed that the angle of the central toe phalanges to the ground was probably sharper in pad-footed tridactyl than in tip-toed tridactyl forms. The sharp angle of the toe in pad-footed horses was due to the lack of strong supporting digital ligaments, and was made possible by the supporting pads and by relatively short central toe phalanges. In the tip-toed tridactyl horses and the monodactyl forms the position of the foot was stabilized by supporting digital ligaments.

Robb (1936) showed that in the polydactyl horses growth of the side toes, i. e. metapodials and phalanges, in relation to cannon bone length can be expressed by the allometric formula $1.5\ (\mathrm{CB})^{0.97 \text{ to } 0.98}$, and concluded that since the side toes are initially shorter than the central toe, i. e. cannon bone and phalanges, they would be lifted from the ground with the phyletic size-increase observed in most equid lineages. Robb thought that the elevation of the side toes, which thus were rendered non-functional, finally caused the reduction in initial length of the splints of monodactyl hores. Sondaar (1968), on the other hand, believed that the side toes underwent progressive reduction, whereas the central toe phalangeal part progressively increased in length with consequential alterations in functional foot type.

My data (Forsten 1973) supported Robb's conclusions by confirming that throughout the evolution of the Equidae there was no progressive reduction in length of the side metapodials nor of the side toes in relation to cannon bone length, but showed an initial difference in central toe length between pad-footed tridactyl and tip-toed tridactyl horses: the former have a relatively shorter central toe phalangeal part, which makes the side toes appear relatively longer in relation to central toe length. The shift from the pad-footed tridactyl grade to the tip-toed tridactyl one may have proceeded over a stage with relatively short central toe phalanges lacking pads, as observed in some *Parahippus* (Forsten 1973). The shift in central toe length from one grade to the other was abrupt, indicating a quantum evolutionary step, for instance

Z. Säugetierkunde 40 (1975) 304—308

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

a major mutation or a rapid shift from one adaptive peak to another brought about by strong directional selection of small cumulative mutations. In both groups central toe length increased relatively faster than side toe length with increase in over-all size, and thus in a large horse of either group the side toes would appear relatively "more reduced" than in a small horse, but increased size probably did not relieve the side toes of locomotive function. In all polydactyl horses high correlation of homologous measurements on the central toe and side toes indicate that the foot as a unit was subject to stringent selection pressure with side toes probably locomotively functional, possibly as braces. Increased body size and, consequently, weight must have caused greater dorsal flexion of the phalangeal joints, especially at the fetlock and demanded correspondingly stronger support. Allometric growth alone probably is not enough to explain the inception of monodactyly in tridactyl forms, nor relative lengthening of the central toe phalangeal part. In *Equus* the proximal phalanx is as a mean slightly longer relative to cannon bone length than in tip-toed tridactyl horses, but the two distal phalanges are short, and the total phalangeal part is hardly relatively longer in monodactyl than in tip-toed tridactyl forms. Increased support of the fetlock joint and development of a mechanism which functionally replaced the side toes in locomotion were necessary. CAMP and SMITH (1942) and SONDAAR (1968) have suggested that the digital ligaments fulfilled these demands.

CAMP and SMITH (1942) discussed the morphology and phylogeny of the digital ligaments of the horse and showed that the development of these ligaments in fossil forms can be interpreted on the basis of their volar attachment areas or scars on the proximal and medial phalanx. These scars changed in size and position evidently in correlation with the locomotive adaptions of the foot. The proximal phalanx of the pad-footed tridactyl horses had many small volar ligamental scars, but in the tip-toed tridactyl forms CAMP and SMITH observed an increase in the importance of the ligamenta sesamoidea obliqua, which culminated in the large oblique ligaments of *Equus* attaching along the long, flat V-scar on the proximal phalanx of the latter. The elastic digital ligaments furnish the automatic spring-mechanism of the equid foot (CAMP and SMITH 1942; SONDAAR 1968); in addition they brace the fetlock and prevent it from sinking through in gaits, such as gallop and fast trot, in which the body weight is supported on only one foot, respectively two feet at one time. The increase in size of the oblique ligaments, pulling against the interosseous tendon, may have been prerequisite to the development of monodactyly in the Equidae, as by bracing the fetlock they may have allowed the central toe to stand more vertically, thus causing the side toes to be lifted from the ground and become locomotory nonfunctional.

The V-scar of the proximal phalanx in tip-toed horses varies in extent but is mostly short, sometimes the two lateral scars of the oblique ligaments do not even meet at the midline, and there is a more or less well defined, rugose or concave scar of the ligamentum sesamoideum centrale. This is the situation in the tridactyl forms of the genera *Parahippus, Archaeohippus, Merychippus, Pseudhipparion, Hipparion, Neohipparion, Nannippus, Calippus,* and *Pliohippus.* In monodactyl equids the central ligamental scar is rudimentary or absent, and the V-scar is very large and flattened.

The oblique ligaments seem to have increased in size shortly before the side toes were reduced to splints. An enlarged, somewhat flattened V-scar occurs occasionally in the proximal phalanx of *Pliohippus (Pliohippus)* cf. *supremus* and *P. (Astrohippus) martini* from the Clarendonian Lapara Creek fauna of the Texas Gulf Coastal Plain, but in these pliohippines the side toes were long, judging from their long attachment areas on the cannon bone and development and position of the distal protuberances of the latter. The V-scar is similarly enlarged in proximal pha-

langes referable to *P. (Pliohippus)* sp. and is especially long in the narrow phalanges of *P. (Astrohippus)* sp., both from Quarry FT-40, Clarendonian-Hemphillian of Nebraska, although the side toes were probably long. Not until the Hemphillian did most *Pliohippus* populations consist mainly or only of individuals with splint-like side toes, judging from their cannon bone morpholgy. The enlarged oblique ligaments in Clarendonian Pliohippus may have been a preadaptation, which made the loss of the locomotively functional side toes possible. It is interesting that the genus *Hipparion* in the Old World evolved similarly enlarged oblique ligaments, although as far as known all forms of that genus were tridactyl.

Wekua (1972) identified *Hipparion crusafonti* Vill. in a fauna from the Middle Pliocene of Kvabebi, Georgian SSR. This species was originally described from the Villafranchian (Middle to Late Pliocene) of Villaroya, Spain *(Villalta* 1952). Forsten (1968) synonymized *H. crusafonti* with *H. rocinantis Hern. Pacheco,* and the synonymy was recently confirmed by Alberdi (1972, unpubl. diss.). In the proximal phalanx from Kvabebi and Villaroya the V-scar is large and dominates the volar surface. A similar structure of the proximal phalanx characterizes *Hipparion* from Chamar, Mongolia; the age of this find is also Villafranchian (Vangenheim et al. 1972). The equally progressive, roughly contemporaneous Chinese *H. houfenense* Teilh. et Young seems also to have a long and well defined V-scar (Teilhard and Young 1931, Pl. VIII, fig. 1, 1a). I observed an incipiently enlarged V-scar in Pliocene *Hipparion* from Chia-Mo-Ssu, China, and referred this form to *H. hippidiodus* Sefve on limb bone size and proportions (Forsten 1968). Some proximal phalanges from Chia-Mo-Ssu have an enlarged, flattened V-scar and lack a central scar, although in other specimens the central scar is large and the V-scar short. An enlarged V-scar very occasionally occurs in the proximal phalanx of even earlier hipparions, as in the specimens PIN 2346—7347 (Museum of Pleontology, Moscow) and —7296, and PIN 2413—5212 of *H. elegans* Gromova from Pavlodar, and PIN 1256—4485 and —69HK of *H. "moldavicum"* Gromova from Taraklia, both Late Miocene.

In these hipparions the V-scar is long, broad, and flattened with a distal rugose part, sometimes with paired central volar ligamental scars in contact with the V-scar distally, but lacking a central ligamental scar. Small paired lateral volar ligamental scars occur high on the diaphysis. The characteristic, large V-scar resembles that in *Equus* more than in other hipparions or most other tridactyl equids, but these hipparions were fully tridactyl with complete lateral toes as in other members of the genus. Camp and Smith (1942, fig. 31 A, B) figured Hemphillian and Blancan *Nannippus* proximal phalanges with an enlarged V-scar, but phalanges referable to *Nannippus* in the Hemphillian Coffee Ranch material which I have seen have a short V-scar, as have *Nannippus* phalanges in the Uptegrove sample, Kimballian of Nebraska. Occasionally the V-scar in proximal phalanges of *Nannippus* is probably enlarged, as it is in some Old World early hipparions.

Large oblique ligaments must have been functionally adaptive in tridactyl cursorial horses. They allowed the animal to run faster by supporting the fetlock, thus causing greater verticality of the distal leg to the ground, and by adding bounce. Although this adaptation was tried already in Late Miocene *Hipparion,* it was evidently not selected for in this genus until Middle to Late Pliocene when the enlarged oblique ligaments became a constant feature in one or a few closely related species. Miocene *Hipparion* adapted to plains conditions mainly by evolving longer distal limbs; especially the metapodials became very long and narrow in some local forms. Villafranchian *Hipparion* was among the largest in the genus and among tip-toed tridactyl horses. They had long, robust metapodials and long phalanges; in these hipparions the oblique ligaments may have enlarged as a means to meet

demands for more effective support of the fetlock in an increasingly heavy animal. Clarendonian *Pliohippus*, on the other hand, was middle-sized as tip-toed tridactyls go, and the increase in obliquus size does not appear to have been initiated by increased weight. In the sub-genus *Astrohippus* the proximal phalanx was relatively longer, although body-size was less, than in contemporaneous forms of the sub-genus *Pliohippus;* thus there was probably greater shear on the long phalangeal part in *Astrophippus* than in *Pliohippus,* which may have necessitated an increase in ligamental support in the former. The oblique ligaments increased in size and monodactyly evolved simultaneously in both sub-genera, probably mainly as an adaptation to a cursorial mode of life (SHOTWELL 1961). SHOTWELL suggested that the side toes in the tridactyl horses were advantageous in quick, dodging movements as they may have supplied traction; the elevated fetlock of the monodactyl forms, and possibly also of advanced *Hipparion,* and consequent lifting of the side toes, were probably advantageous in sustained locomotion over even and firm ground.

Thus given an initially longer central toe than side toes and a supporting but rather weak ligamental apparatus, by increase in strength of the ligaments, especially the oblique ligaments, the fetlock would be elevated to make the toe stand more vertically thus adding to limb length and leverage and also elevating the side toes. As locomotory non-functional, the side toes would be withdrawn from earlier selection which kept them closely correlated with the central toe, and become targets for "reducing" mutations, which were possibly selected for since dew-claw-like, fully developed side toes would affect the free movement of the limbs. ROBB (1936) showed that the shift in side toe length from the tip-toed tridactyl grade to the monodactyl one was sudden, "step-wise", but it may have proceeded over a brief stage with side toes running the full length of the cannon bone but ending in a thin tongue of bone without phalanges. Three metapodials of *Pliohippus,* two MT III (field nos. 4-17-6-15 and 5-17-6-15) and one MC III (field no. 6-17-6-15) in the University of Nebraska State Museum, from "Upper Reaches of Pine Creek, Brown county, Nebraska", have such side toes. The horse was functionally monodactyl, although the cannon bones are morphologically similar to those of a tridactyl tip-toed form. *Pliohippus* from Lapara Creek and FT-40 with precociously enlarged V-scar may have had such long side toes lacking phalanges.

Aquisition of the enlarged oblique ligaments in Villafranchian *Hipparion* is a parallel to that in *Pliohippus,* although *Hipparion* evolved the large V-scar much later. In *Pliohippus* elevation of the fetlock resulted in rapid loss of the locomotively functional side toes, but in *Hipparion,* although the prerequisites for monodactyly seem to have been present, the side toes with phalanges were fully developed. Possibly the time for "reducing" mutations to spread widely enough for mutants to show up among the fossils was too short, as the genus *Hipparion* became extinct soon after, or such mutants were selected against as before because the side toes were still functional, perhaps owing to the great weight of these forms.

Acknowledgement

To Professor M. CRUSAFONT, Sabadell, who very kindly sent me photographs of the proximal phalanx from Villaroya, are due my sincere thanks.

Summary

The article discusses some changes in the structure of the foot in fossil equids at the shift to monodactyly, as well as parallel adaptations in a persistently tridactyl genus.

Zusammenfassung

Adaptative Evolution des Fußes der Equiden

Dieser Artikel diskutiert einige Veränderungen im Bau des Fußes fossiler Equiden während des Übergangs zur Einzehigkeit sowie parallele Anpassungen in einer fortdauernd dreizehigen Gattung.

References

Camp, C. L.; Smith, L. N. (1942): Phylogeny and function of the digital ligaments of the horse. Mem. Univ. Calif. **13**, 69—124.
Forsten, A. (1968): Revision of the Palearctic Hipparion. Acta Zool. Fennica **119**, 1—134.
— (1973): Evolutionary changes in the metapodials of fossil horses. Comm. Biol. **69.**
Robb, R. C. (1936): A study of mutations in evolution. III. Evolution of the equid foot. J. Genet. **33**, 267—273.
Shotwell, J. A. (1961): Late Tertiary biogeography of horses in the northern Great Basin. J. Paleontol. **35**, 203—217.
Sondaar, P. Y. (1968): The osteology of the manus of fossil and recent Equidae. Verh. Koninkl. Nederl. Akad. Wetenschapp., Natuurk. **25**, 1—76.
Teilhard de Chardin, P.; Young, C. C. (1931): Fossil mammals from the Late Cenozoic of northern China. Palaeontol. Sinica, Ser. C, **9**, 1—66.
Vangenheim, E. A.; Schegallo, V. L.; Saschigin, V. S. (1972): Etapi rasvitia fauni mlekapitaioschi razdnega i natchala antropogena v severnoi Asii. Akad. Nauk SSR, Geologia i geofisika **6**, 58—65 (Russ.).
Villalta Comella, J. F. de (1952): Contribucion al conocimiento de la fauna de mamiferos fosiles del Plioceno de Villaroya (Logrono). Bol. Geol. Min. Espana **64**, 1—201.
Wekua, A. K. (1972): Kvabebskaia fauna Aktchagilski pozvonotchni. Izdatelstvo "Nauka", Moskva, p. 1—350 (Russ.).

Author's address: Dr. Ann Forsten, Zoological Institute, University of Helsinki, P. Rautatiekatu 13, SF-00 100 Helsinki 10, Finland

Notes on the Gazelles

1. *Gazella rufifrons* and the zoogeography of Central African Bovidae

By C. P. Groves

Receipt of Ms. 10. 12. 1974

Introduction

Taxonomy retains its fundamental importance today as the "donkeywork" end of Systematics, if indeed the two are properly to be distinguished. Systematics may be looked on as the central unifying area in biology: the part without which none of the rest makes sense.While this claim is true in regard to all fields, from palaeontology to molecular biology, from ethology to conservation, its direct impact is perhaps nowhere more obvious than in the fieldt of zoogeography.

An often neglected key paper on the mammalian zoogeography of Africa is Ernst Schwarz's "Huftiere aus West- und Zentralafrika" (1926). Based primarily on the

Z. Säugetierkunde 40 (1975) 308—319

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Duke of Mecklenburg's expedition to the former German possessions of Togo and Kamerun, the paper is an attempt to draw together the threads of ungulate distribution and geographic variation across the African continent north of the forest belt, with the proposal of a major break in morphotypes in the vicinity of Lake Chad, and a pocket of distinctive geographical types in the area to the south of this lake.

Moreau (1966) has discussed the distribution patterns of Africa's birds, and drawn attention to palaeogeographical findings in as far as they impinge on the situation. Until the end of the Pleistocene the Sudanic grasslands were divided by a major lake, Mega-Chad, of which the present-day Lake Chad is the reduced, seasonally fluctuating remnant. The reticulated, braided pattern of the interlaced rivers south of Lake Chad – the Chari, Logone, Bahr Illi, Bahr Mbassa, Bahr Lairi, Bahr Keita, Batha, Komadugu Gana, and probably the Benue – might be explained as the remains of a delta feeding this major basin. Such a situation would go far to explain and east-west break such as Schwarz postulated, and in part also his pocket of special races in the Chari region.

Table 1 lists ten Bovid species claimed by Schwarz to show such a pattern of subspeciation. It will be seen that in many, but not all, cases there are different subspecies in the lower (and middle) and upper Chari basins. The Chari forms themselves assort with the eastern subspecies-groups rather than the western; but the latter very often reach into the upper Benue valley and so approach the Chari drainage very closely.

This paper attempts to examine one of Schwarz's case studies in some detail, to see whether the evidence for his view stands up to critical analysis. The species examined is *Gazella rufifrons;* the skulls (not the skins, for reasons of time and health) were studied at the Senckenberg Museum, Frankfurt, in the summer of 1973; many thanks are due to Dr. Dieter Kock for his assistance at this time. Comparative material was seen in the Zoologisches Museum, Berlin, the British Museum (Natural History) and the Powell-Cotton Museum, Birchington, Kent; for assistance in these collections thanks are due to Dr. R. Angermann, Dr. H. Hackerthal, Dr. G. B. Corbet, Dr. A. W. Gentry and Mr. L. Barton.

Table 1

Subspecies of Bovidae in Central Africa

after Schwarz (1926)

	Western form	Eastern forms		
	Nigeria	Lower Chari	Upper Chari	Sudan
Alcelaphus buselaphus	*invadens*	*tschadensis*	*modestus*	*lelwel*
Damaliscus korrigum	*purpurescens*	*korrigum*	*lyra*	*tiang*
Sylvicapra grimmia	*campbelliae*	*pallidior*	*pallidior*	*lutea*
Ourebia ourebi	*nigricaudata*	*splendida*	*dorcas*	*goslingi*
Kobus ellipsiprymnus	*togoensis?*	*tschadensis*	*annectens* (= *schubotzi*)	*harnieri*
Kobus kob	cf. *pousarguesi*	*adolfi*	*bahrkeetae*	*leucotis*
Gazella rufifrons	*hasleri*	*kanuri*	*centralis*	*laevipes*
Hippotragus equinus	*gambianus* (= *koba*)	*scharicus*	*scharicus*	*bakeri*
Tragelaphus scriptus	*scriptus*	*pictus*	*signatus* *punctatus*	*bor*
Syncerus caffer	*adamauae*	*brachyceros*	*houyi*	*aequinoctialis*

Generic and specific names have been altered to accord with modern usage; subspecific names according to Schwarz (1926) except for *Kobus kob adolfi* Lydekker and Blaine, 1914, which has been substituted for *Adenota kob adolfifriederici* Schwarz, 1914 (preoccupied if the species is transferred to the genus *Kobus*).

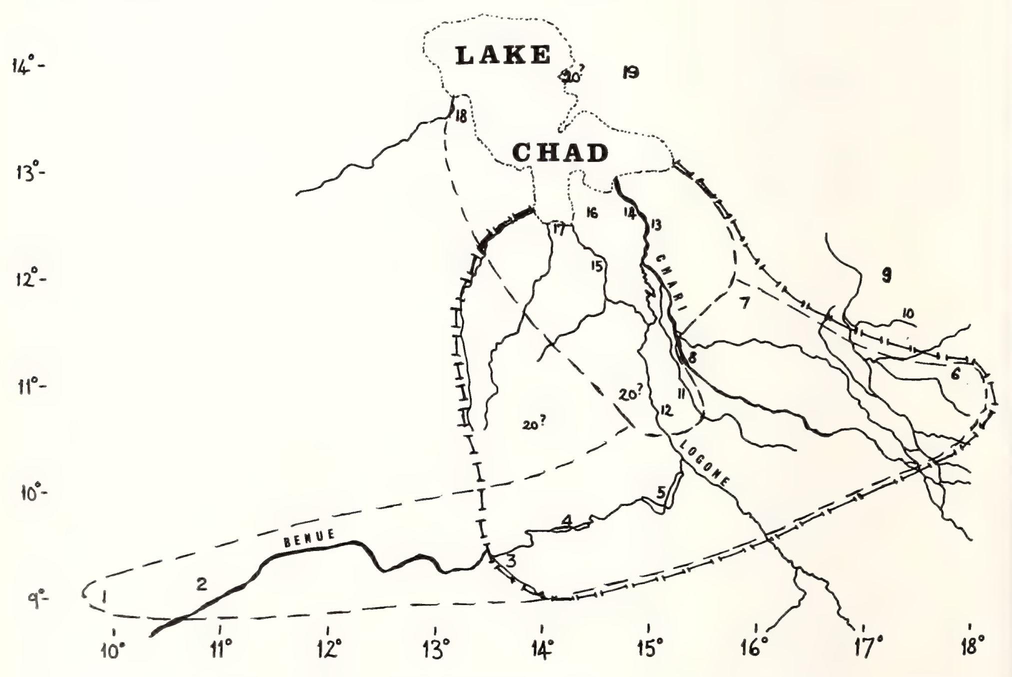
Central African gazelles

Only one species of gazelle occurs in the Sudanic grasslands and extends to the south of Lake Chad: *Gazella rufifrons* Gray, 1846, the Red-fronted Gazelle. By the present author (Groves 1969) this species was united with the East African *G. thomsonii* Günther, 1884, an attitude maintained in this paper (despite the remonstrances of Lange 1972) on the grounds of (1) basic similarity, (2) the existence of the morphologically bridging and geographically intervening race *albonatata;* and with the North African *G. cuvieri* Ogilby, 1840, a union which will not be proceeded with in this paper since the similarity, while real enough, is less close than with *thomsonii* and there are no intermediate forms.

Schwarz (1914) and Lydekker and Blaine (1914) divided this species' exclusive of the *thomsonii* group and the Ethiopian *tilonura)* into five subspecies as follows:

1. *rufifrons* Gray, 1846: Senegal
2. *hasleri* Pocock, 1912: Nigeria (Kano)
3. *kanuri* Schwarz, 1914: Lower Chari
4. *centralis* Schwarz, 1914: Upper Chari
5. *laevipes* Sundevall, 1847: Sudan

Schwarz (1914, elaborated in 1926) distinguished the two Central African races thus: *kanuri* is cinnamon in colour with the flank-stripe brown-black, 20—30 mm broad; pygal stripe not well expressed; skull small and narrow with a long narrow



Localities for *Gazella rufifrons* in Central Africa — 1 = Wase; 2 = Muri, Adamawa; 3 = Bey; 4 = Lere; 5 = Fianga; 6 = Magretta, Melfi; 7 = Deridja; 8 = Madubu; 9 = Bokoro-Erla road; 10 = Erla-Bedanga road; 11 = Diao; 12 = Duguia; 13 = Gulfei (Goulfey); 14 = Gulfei Gana; 15 = Between Koda and Kalim Mud'i; 16 = Mafate; 17 = Wulgo; S. shore of Lake Chad; 18 = Yo; 19 = Ira; 20 = Mugur (Mougour) — The dashed lines indicate the boundaries of *kanuri* (northern) and of *centralis* (southern) as recognised by Schwarz. The ticked dashed line (|—|) indicates the approximate boundary of *kanuri* as recognised in this paper.

rostrum, orbits almost unprotuberant, short premaxilla making a long suture with the nasal. Horns are fairly long, diverging towards the tips. By contrast *centralis* is a darker cinnamon, with the flank stripe deep black, 30—40 mm broad; pygal stripe clear but narrow. Skull larger and heavier with orbits strongly protuberant, a short narrow rostrum, longer premaxillae. The horns diverge more abruptly at the tips.

The other subspecies were more briefly described in his 1926 paper. The Nigerian race *hasleri* was said to be near *kanuri* but rather more wine-red in colour; there was no indication that any specimen but the type was available to SCHWARZ, as other Nigerian specimens (from Wase and Bida) were compared more closely with *centralis*. The nominate *rufifrons* was livid brown with a darker forehead (this latter feature not seen in other races except, slightly developed, in the type of *kanuri)*, the white face-stripe rather narrow, the skull large with a short rostrum. Finally the eastern *laevipes* is said to be lighter, less red (orange-ochre to cinnamon), with the horns diverging from the very base.

Table 2 a

Skull measurements of Central African *Gazella rufifrons* (males)

	Horn length	Horns, tip-to-tip	Horns, greatest span	Greatest skull length	Biorbital breadth	Preorbital length of skull
1. Specimens assigned by SCHWARZ (1926)						
G. r. centralis						
6437. Magretta (Type)	252	110	136	204	97	109
6428. Deridja	233	121	138	207	91	111
6438. Mugur	237	132	136	216	100	115
6430. Muri (young)	—	—	—	195	89	102
G. r. kanuri						
6440. S. shore L. Chad	197	63	86	201	88	106
6439. Gulfei (subad.)	265	82	103	194	88	102
6451. Gulfei	235	110	131	203	91	99
6441. locality?	212	111	118	201	91	106
6454. Gulfei (Type) (subad.)	264	93	110	199	86	105
6445. Gulfei	206	78	98	200	92	109
2. Other specimens from within the same area						
G. r. centralis						
P-C. Cam. II. 90. Bey (9.20 N, 13.40 E)	187	100	110	199	88	109
B. M. 5.5 10.4. Wase, N. Nigeria. Mentioned by SCHWARZ and assigned by him to *centralis*	190	100	109	211	93	116
G. r. kanuri						
P-C. NN. 4. Between Koda and Kalim Mud'i (12.07 N, 14.35 E)	231	104	121	205	87	105
B. M. 7.7.8.210. Yo, L. Chad. Mentioned by SCHWARZ and assigned by him to *kanuri*	251	97	111	211	96	115
3. Specimens from just outside the area						
P-C. NN. 21. Near Ira (13.55 N, 14.50 E)	239	133	148	212	92	113
P-C. NN. 88. Erla-Bedanga road (11.38 N, 17.26 E)	272	114	142	214	94	114

Listing (Table 2a) some skull measurements of the specimens referred by SCHWARZ to the two Chari valley races appears at first sight to confirm his allocation of them to two separate subspecies: notwithstanding that the range of variation for many measurements is very wide in *centralis*. (This applies in the case of males only: measurements of the females are not listed because they not only overlap, but the range of *kanuri* in every case encompasses that of *centralis*). These skulls, it should be emphasised, are the only adult males in the Frankfurt series: some of them, indeed, are not fully mature but except in the case of no. 6430, from Muri (Adamawa) it is likely that all are fully grown.

Adding other specimens, however, from other collections, the skull differences break down. Two skulls (Table 2a) are from within the distribution of *centralis;* two from within the distribution of *kanuri;* two from the near vicinity. The skull from Bey is much smaller than any adult *centralis* skull in Frankfurt, and fits into the middle of the range of *kanuri;* one from "between Koda and Kalim Mud'i", in the middle of the area of *kanuri,* is slightly larger than any Frankfurt skull of this race, and falls into the bottom end of the *centralis* range. In fact, turning to the Frankfurt skulls individually, it appears that only the skull from Mugur, assigned to *centralis,* really brings up the average for this race: but for this skull, the two Chari races would be much the same size.

Unfortunately the exact location of Mugur is in doubt; the U.S. Board of Geographic Names Gazetteer lists Mougou at 10.54 N, 14.54 E and at 13.53 N, 14.15 E; and Mouhour at 10.37 N, 13.52 E. The third is perhaps more likely phonologically, but none of the three falls exactly inside the boundaries of *centralis* as drawn on the evidence of other specimens.

Nor can it be said that the other skull differences cited by SCHWARZ stand up to critical examination. Orbital protrusion, as estimated from the biorbital breadth of the skull, overlaps, as does rostral (preorbital) length: the latter only marginally so, but more decisively when the non-Frankfurt specimens are included. The length of the nasopremaxillary suture (Table 2b) is not different: indeed, the length of this suture was mentioned under *kanuri,* but "type d" (in which the naso-premaxillary suture is longer than the naso-maxillary) is slightly more frequent in *centralis.*

It is difficult to judge the value of the colour differences assigned to the two forms. Colour differences, though average rather than absolute, do exist in the species: *G. r. rufifrons tends* to be redder than *laevipes,* with often considerable blackening on the forehead, but this feature is clinal, being bridged by some Nigerian skins (such as the type of *hasleri).* Moreover SCHWARZ states that the skins of specimens from Diau and Musgum (the latter, from which no skulls are available, being on the Logone at 10.59 N, 15.00 E, and so well into putative *kanuri* country) are intermediate between *kanuri* and *centralis,* while a skin from Bida, in the British Museum, is darker than most of the latter. So colour differences within the Chari district would seem likewise to be clinal, from a dark cinnamon on the upper courses of the Chari and Logone to a lighter tone, not different from the usual Nigerian

Table 2 b

Premaxilla types of Central African *Gazella rufifrons*

	Type		
	b	c	d
"*centralis*"	—	4	6
"*kanuri*"	1	7	4

b: premaxilla makes point contact with nasal
c: premaxilla makes long contact with nasal
d: premaxilla makes longer contact with nasal than does maxilla

type, towards Lake Chad; and again, these would be on average rather than absolute differences.

The conclusion is that, while there may be weakly marked clines involved, basically the two Chari subspecies are the same: the names *centralis* and *kanuri* are synonyms. It remains to compare the general Chari population with populations of the species from elsewhere within its range.

Subspeciation in *Gazella rufifrons*

Table 3a gives skull measurements of all specimens of *G. rufifrons* available to the author, exclusive of *thomsonii, nasalis* and *tilonura* (concerning which there is nothing to add to the author's 1969 paper). Many additional skulls of *rufifrons* and *albonotata* were measured in Berlin; and the measurements of still further skulls of the nominate race, housed in the Institut Fondamental de l'Afrique Noire at Dakar, were kindly made available to me by Dr. Peter Grubb.

The whole aspect of the nominate race, *Gazella rufifrons rufifrons* Gray, 1846, is completely altered by the new material. In the previous paper (Groves 1969) it was characterised as "the largest race" — primarily on the basis of a single skull, B.M. 9. 11. 2. 31 from Longol, Senegal, measuring 222 mm in greatest length. This skull is now seen to be a quite exceptional specimen, an outsize example of a race which averages smaller than the Nigerian and Sudan representatives of the species! The standard deviations of the skull measurements of the race are very large in the males: in the basic dimensions (greatest length, greatest [biorbital] breadth, preorbital length) far greater than for other populations. For this reason the males' measurements of the skull of *rufifrons* fail to reach the traditional 75 % limits when compared to those from Nigeria or Sudan, whereas the females' reach and well surpass these limits. This curious situation may be recognised by maintaining the separation of *rufifrons* and *laevipes*, but on a provisional basis only.

The skull from Labbezanga, Niger (Chicago no. 42757), included in *laevipes* in the 1969 paper, now clearly fits much better into the nominate race (greatest length 183 mm.: not fully grown, however). Other specimens of the nominate race are from both Senegal and Mauretania.

In *laevipes* are included specimens from Nigeria; these differ, as can be seen from Table 3a, hardly at all from those from the Sudan, except in their rather shorter nasal bones. Specimens from localities around Lake Chad, exclusive of the Chari valley (Yo, Ira, Erla-Bedanga road, Mugur: males; Ira, Bokoro-Erla road: females) are kept separate from the Nigerian series, but do not in fact differ from the latter, except in the slightly narrower braincase. Within the Sudan group, skulls from Darfur have been kept separate from those from the White Nile itself, and they do differ slightly as can be seen; three female skulls from the Nuba Mountains also show trifling differences from the Nile valley series. It is uncertain whether any of the latter are from the Nile's east bank: localities like Paloich (Chicago Museum) suggest that this might be so, but field observations are lacking.

G. r. albonotata is included in the Table both to take advantage of rather larger samples than were available previously, and to reiterate the conclusion reached in the author's 1969 paper that it is very close to (not specifically distinct from) *laevipes*, as well as *thomsonii*. It is similar in size to *laevipes* but with a narrower skull, and is slightly longer in the rostrum. None of these differences are particularly great.

In the Table, the designation *kanuri* incorporates all Chari valley skulls, since it was found above that no valid differences exist between true *kanuri* and Schwarz's

Table 3 a

Skull measurements of subspecies and local populations of *Gazella rufifrons*

	Greatest skull length			Biorbital breadth			Preorbital length			Nasal length			Braincase breadth		
	Mean	s. d.	n	Mean	s. d.	n	Mean	s. d.	n	Mean	s. d.	n	Mean	s. d.	n
Males															
rufifrons	204.7	9.16	7	87.7	5.14	11	108.1	6.49	7	49.9	5.51	9	63.1	4.04	9
kanuri	201.6	3.81	9	90.1	3.33	9	105.8	3.70	9	48.3	3.97	9	62.3	2.83	9
laevipes															
Nigeria	212.3	1.50	4	94.2	3.97	6	113.0	2.92	5	52.3	5.97	4	70.0	4.32	7
Yo, Ira	213.3	2.25	4	95.5	3.50	4	114.3	1.00	4	57.0	5.96	4	67.5	4.25	4
Darfur	220.0	—	2	95.0	—	2	117.0	—	2	54.0	—	2	74.0	—	2
White Nile	212.2	6.55	9	92.9	2.77	10	113.4	4.93	9	58.8	5.78	9	70.6	1.57	11
albonotata	212.1	5.33	9	88.2	4.00	11	114.6	2.96	9	52.9	6.45	9	65.3	3.20	11
Females															
rufifrons	187.1	5.79	7	79.8	2.49	9	100.8	5.09	8	44.5	2.67	8	57.3	3.69	8
kanuri	194.3	5.06	8	85.6	3.50	9	104.8	4.17	8	48.8	5.93	9	58.0	2.06	9
laevipes															
Nigeria	—	—	—	89.7	4.73	3	—	—	—	—	—	—	64.3	5.03	3
Ira etc.	212.5	—	2	92.5	—	2	118.5	—	2	53.5	—	2	62.0	—	2
Darfur	205.0	—	2	89.5	—	2	112.0	—	2	57.0	—	2	65.0	—	2
Nuba Mts.	205.0	3.00	3	90.0	1.00	3	110.0	1.73	3	51.7	5.77	3	64.0	4.00	3
White Nile	202.5	4.99	10	86.3	3.06	10	109.9	4.18	10	53.1	4.84	10	63.3	4.52	10
albonotata	202.3	5.25	4	83.8	2.49	5	112.0	1.83	4	45.0	—	2	61.6	5.32	5

Table 3 b

Premaxilla types in *Gazella rufifrons*

	b %	c %	d %	n
rufifrons	—	30	70	10
Niger	—	—	100	1
kanuri	5	50	45	20
laevipes				
Nigeria	29	57	14	7
Sudan	27	55	18	49

centralis. To combine all measurements into one series and calculate means and standard deviations is, in a sense, to "invent" a population, so that what are being compared are figments of the imagination rather than any reality. However in the absence of workable samples from restricted localities, this is all that can be done; it is necessary in order to get some idea of how one race differs from another, on the understanding that selection pressures will doubtless differ slightly from place to place within the boundaries of a single subspecies so that the "average *kanuri*" parameters could not be expected to correspond to any one population existing on the ground.

With this proviso, then, it is valid to compare *kanuri* with other races and local populations of the species. The sample as a whole is about the same size as the nominate subspecies — males a little smaller, females a little larger — with more protrusive orbits (Table 3a), and shorter horns in the males, which diverge much less. Compared to *laevipes* the sample is a good deal smaller in both sexes (above the 75 % level for Greatest Length, Preorbital length and Braincase Breadth in males), and the horns differ in a similar manner as from the nominate race.

In the premaxillary-nasal contact types, *rufifrons* is predominantly of type d (very long contact), with the Labbezanga specimen being of this type as well; *kanuri* is of both d and c, with a single instance (among 20 skulls) of type b (point contact) which *rufifrons* does not show; while *laevipes* is mostly type c with a fair representation of type b.

The somewhat unlooked-for conclusion, therefore, is that *kanuri* is intermediate between *rufifrons* and *laevipes.* In colour it resembles the latter, as in its protuberant orbits; in size, and in its short nasals, it resembles the former. It is intermediate in its premaxillary disposition, and different from either in its horns. The surprising part about this is that its range is encompassed to the north, east and west by that of *laevipes:* Nigerian specimens *("hasleri")* from Wase, Zaria, Kalani, Bida, Fakai, Kano and Argungu are all clearly representative of *laevipes* (contra SCHWARZ 1926, who pointed out a colour resemblance between the Wase skin and his *"centralis");* specimens from the Chad region (Yo, Ira etc.) which about on the range of *kanuri* differ just as sharply, so that the transition between *kanuri* and *laevipes* seems to be quite narrow; and the nearest *rufifrons* locality is at Labbezanga, on the Niger River exactly on the border between Mali and Niger (15.02 N, 0.48 E), separated from *kanuri* by the whole breadth of Nigeria.

The pattern of subspeciation in Central Africa

The other instances of Central African subspeciation noted by SCHWARZ will now be briefly described, to see whether any light can be shed on the gazelle situation.

1. *Alcelaphus buselaphus.* To the west of Lake Chad occurs the *major* group; to the east of it, the *lelwel* group. South of the lake, SCHWARZ distinguishes *tschadensis* in the

Table 3 c

Horn measurements in *Gazella rufifrons*

		Horn length		Tip-to-tip interval		Greatest span	
				Males			
rufifrons	(n = 10)	260.0,	s. d. 39.49	126.4,	s. d. 25.25	140.7,	s. d. 26.62
laevipes	Sudan (10)	264.0	21.86	129.9	27.20	147.3	25.94
	Nigeria (6)	242.2	26.82	102.5	11.40	125.5	12.38
kanuri	(8)	239.8	22.50	101.1	15.24	119.4	15.00
				Females			
rufifrons	(4)	161.3	26.54	60.7	23.03	79.6	13.32
kanuri	Sudan (9)	189.2	11.70	60.9	16.59	74.2	10.92
laevipes	(8)	162.1	15.91	54.0	10.66	71.4	21.23

lower and middle Chari valley, and *modestus* in the upper. From the measurements he gives, *tschadensis* falls in the range of *lelwel* while *modestus* is smaller: but the same situation may obtain as was found above with the gazelles. It seems probable that (1) there is a valid race in the Chari drainange, perhaps not exactly as defined by SCHWARZ, (2) the border between the two semispecies (*major* and *lelwel*) really is Lake Chad, with the western representative *invadens* (of the *major* group) coming right up the Benue valley (type locality is Garua, 9.17 N, 13.22 E) to abut closely on the range of the *lelwel*-like Chari valley race.

2. *Damaliscus korrigum.* BLAINE (1914) draws attention to the existence of a cline of increasing purplish suffusion in the colour of this species from west to east: from *korrigum* in Senegal via *purpurescens* in Nigeria to *tiang* in the Sudan, and so into East Africa. SCHWARZ (1926) puts a different interpretation onto it, pointing out that the type locality of the nominate race *korrigum* is not Senegal but Bornu (to the southwest of Lake Chad), and proposing that this species like the last is divided into two segments meeting at Lake Chad: a western group (only one race, *purpurescens*) without much purplish bloom, with horns very little curved, very strongly bent back basally, and short, thick, little curved tips; and an eastern group (*korrigum* – Bornu and lower Chari; *lyra* – upper Chari; *tiang* – Sudan; etc.) with more purplish bloom, more curved horns and longer tips. From the description, as well as the measurements in his table, *lyra* does not seem to differ much from *korrigum;* but what is more important is that in this instance, while the western type as before comes up the Benue as far as Ibi (8. 11 N, 9.44 E) and so approaches the Chari race, the latter is said to extend west to Bornu, so that the final divide is not east-west but north-south and Lake Chad is only the barrier in a rather general way.

3. *Sylvicapra grimmia.* In this case there is not said to be more than one race in the Chari valley. Provisionally, the author's conclusions from the British Museum and Powell-Cotton Museum material confirm SCHWARZ's view that there is a Chari valley race *pallidior* different from both the Sudan form *(lutea?)* and the Nigerian *(campbelliae).* The western type – a single subspecies, *coronata* – is in this case restricted to the same sort of range as *Gazella rufifrons rufifrons,* from Senegal to Togo; it is remarkably different from other races, and the Chari valley race has nothing to do with it.

4. *Ourebia ourebi.* Again there are said by SCHWARZ to be two Chari races: *splendida* in the lower Chari valley and *dorcas* in the upper. To judge from his descriptions and measurements, they do not differ much from each other or from *goslingi* (Uele), and together with the Sudan races they differ from the western group of forms *(quadriscopa, nigricaudata)* by their large size. However there is some indication that oribi in Nigeria may belong to the eastern rather than the western group.

5. *Kobus ellipsiprymnus* (*defassa* section). Again we are said to have two separate races in the Chari valley, but this time no sharp separation of general eastern and western semispecies. There is little in the description of *tschadensis* (from Mafaling, southern shore of L. Chad) to distinguish it from either the Sudan or western races of the species, but *annectens* of the lower Shari (with which *schubotzi* of the Libenge region is synonymised in SCHWARZ's 1926 paper) represents a strikingly different animal. Specimens said to be intermediate between *annectens* and *tschadensis* were recorded by SCHWARZ from the upper Logone and upper Benue.

6. *Kobus kob.* Again we are said to have a basic division into eastern and western types: a big eastern group of forms and a small type west of Lake Chad. While *adolfi* (lower Chari and Lake Chad) is close to the Sudan races, to the south occur *bahrkeetae* (upper Chari), *ubangiensis* (Libenge) and *pousarguesi* (Sanaga River) forming a group intermediate in size but with shorter horns than either.

7. *Hippotragus equinus.* In this species (for which SCHWARZ employed the invalid generic name *Egocerus)* as in *Sylvicapra grimmia* there is only one subspecies described for the Chari valley, *scharicus,* which stands between the western *gambianus* (earlier name, *koba*) and the Sudan *bakeri,* but nearer the latter.

8. *Tragelaphus scriptus.* As in the case of the Waterbuck and Kob, three subspecies have been described by SCHWARZ for the Chari valley but LYDEKKER and BLAINE (1914) considered two of them, *signatus* from the Gribingi region and *punctatus* from the Libenge, to be synonymous, while SCHWARZ himself (1926) inclined to this opinion, keeping *pictus* (lower Chari) distinct. The taxonomy of bushbuck is in such chaos, with sex and age characters being used to separate putative subspecies, that pending a continuing study of the species by GRUBB, it is impossible to make much sense of the Central African situation.

9. *Syncerus caffer.* An interim report on this species by GRUBB (1972) has begun to shed light in this extremely dark corner of taxonomy. It is becoming clear that, after early attempts to split the species into some 50 subspecies, the pendulum swung back too far and modern arrangements are over-lumped. As far as the Central African region is concerned we have not only an east-west division but also intergradation between forest and savannah buffaloes to contend with. In its main outline, however the problem seems to be clear enough: GRUBB finds that buffaloes south and west of the Chari are assignable to the western savannah subspecies *brachyceros,* while those north and east of it belong to the Sudan *aequinoctialis.* There is evidently no trace of a special race in the Chari valley, specimens from the valley itself being satisfactorily accounted for as intergrades between the western and eastern races. Interestingly in this species the western race appears to advance further east than in any other Bovid, reaching to 22° E along the Ubangui river. This is a region which, at least in Waterbuck and Kob, is inhabited by the Chari (or upper Chari) subspecies, so that the western savannah buffalo is in effect ranging eastwards to compensate for the absence of such a race.

Conclusions

It does seem that the Sudanic Bovids are in most cases divisible into an eastern and a western type. Lake Chad is often the approximate boundary between them, but sometimes *(Gazella rufifrons, Sylvicapra grimmia*) this boundary is shifted far westwards, to about the Niger. Even this might be consistent with the „Mega-Chad" theory, as the enlarged lake extended this far west and received the waters of the upper Niger. On the other hand some western races *(Alcelaphus buselaphus, Damaliscus korrigum)* extend into the upper Benue valley and abut on the range of an eastern-type subspecies.

The second conclusion is that, in almost every case, there is evidence for a special subspecies in the Chari region: but the evidence for two such subspecies – one in the upper valley, one in the lower – is unsatisfactory. The Lower Chari race in *Gazella rufifrons* turns out to be a construct of specimens correctly assigned and of some better placed with the Nigerian race, and the same may be true of the Upper Chari race; with the extraneous specimens weeded out, the two turn out to be taxonomically identical. It may be suspected that a similar process in other cases may yield a similar result.

The Chari race of a given species may be (a) firmly of eastern type (most cases), (b) indistinguishable from the western type (buffalo), or (c) intermediate between the two *(Gazella rufifrons, Hippotragus equinus).* The latter case is unstudied, but in the gazelle example the intermediacy is puzzling because the Chari race borders

only on the range of the eastern form *laevipes* and nowhere meets that of the nominate, western race. It may be hypothesised that with the eastward shrinkage of Lake Mega-Chad the range of *G. r. rufifrons* expanded eastwards, initiating geneflow into an eastern-type Chari population, but that since then the eastern race *laevipes* has expanded its range at the expense of the western. A similar westward expansion, into northeastern Nigeria, has occurred in some other species, e. g. *Damaliscus korrigum.*

Summary

Study of Central African *Gazella rufifrons* confirms the validity of the subspecies *kanuri* (*centralis* a synonym). It is a sharply-bordered race, unexpectedly intermediate in some respects between Sudan/Nigeria *laevipes* and the Senegal/Mauretania *rufifrons.* As Schwarz postulated, Lake Chad forms an approximate boundary between semispecies of a given species, and in most cases there is a special Chari valley subspecies showing predominately eastern affinities. This is consistent with the geological findings of a greatly expanded Lake Chad in the Upper Pleistocene.

Zusammenfassung

Notizen über die Gazellen. 1. Gazella rufifrons und die Zoogeographie der zentralafrikanischen Boviden

Ein Studium der zentralafrikanischen Art *Gazella rufifrons* bestätigt die Gültigkeit der Unterart *kanuri* (mit Synonym *centralis*). Es ist eine scharf abgegrenzte Rasse, die unerwarteterweise in mancher Hinsicht zwischen *laevipes* (Sudan/Nigeria) und *rufifrons* (Senegal/Mauretanien) liegt. Wie Schwarz ausführt, bildet der Tschadsee eine ungefähre Grenze zwischen Semispecies einer bestimmten Art. In den meisten Fällen gibt es eine spezielle Unterart im Scharibecken, welche hauptsächlich nähere Verwandtschaft nach Osten zeigt. Dieses stimmt mit den geologischen Entdeckungen eines viel weiter ausgebreiteten Tschadsees im Hochpleistozän überein.

Literature

Blaine, G. (1914): Notes on the Korrigum, with a Description of Four new Races. Ann. Mag. N. H. (8) **13**, 326—335.

Groves, C. P. (1969): On the smaller Gazelles of the Genus *Gazella* de Blainville, 1816. Z. Säugetierkunde **34**, 38—60.

Grubb, P. (1972): Variation and Incipient Speciation in the African Buffalo. Z. Säugetierkunde **37**, 121—144.

Lange, J. (1972): Studien an Gazellenschädeln. Ein Beitrag zur Systematik der kleineren Gazellen, *Gazella* (De Blainville, 1816). Säugetierkundl. Mitt. **20**, 193—249.

Lydekker, R.; Blaine, G. (1914): Catalogue of Ungulate Mammals in the British Museum. **2.** London (Trustees of the British Museum).

Moreau, R. E. (1966): The Bird Faunas of Africa and its islands. London. Academic Press.

Schwarz, E. (1914): Diagnoses of new Races of African Ungulates. Ann. Mag. N. H. (8) **13**, 31—45.

— (1926): Huftiere aus West- und Zentralafrika. Ergebnisse der 2. deutschen Zentral-Afrika-Expedition 1910—1911, 831—1044.

Author's address: Dr. C. P. Groves, Department of Prehistory and Anthropology, Australian National University, Canberra, A. C. T. 2604, Australia

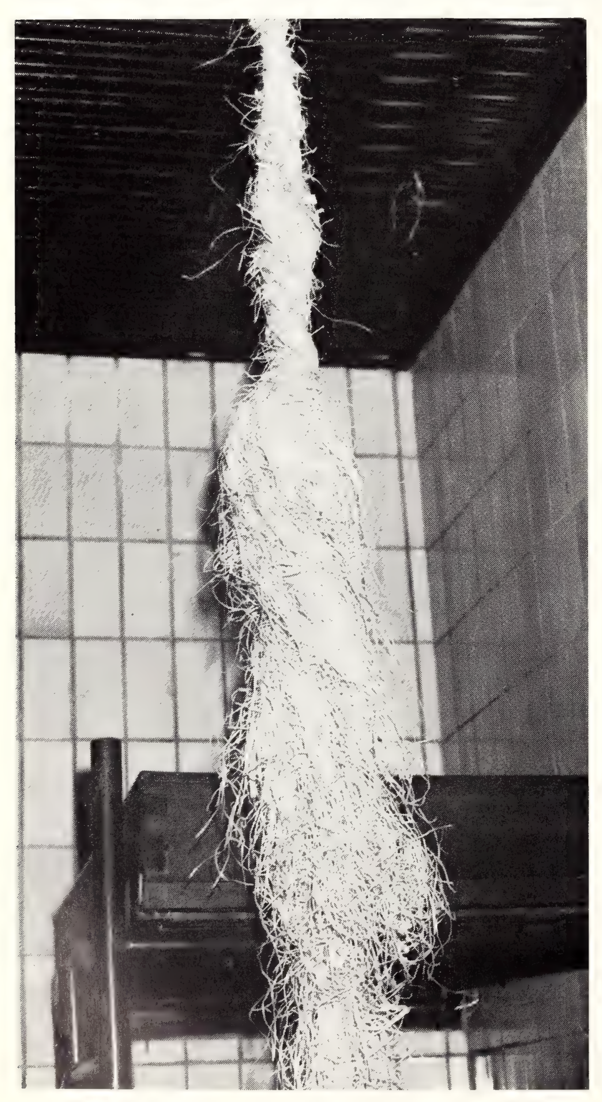
Orang-Utans *(Pongo pygmaeus)* als „Seiler"

Von W. Gewalt

Zoologischer Garten Duisburg

Eingang des Ms. 6. 1. 1975

Über manuelle Geschicklichkeiten von Anthropoiden, vor allem im Hinblick auf die ihnen zugrunde liegenden psychischen Fähigkeiten von Schimpansen *(Pan troglodytes)*, liegt mittlerweile ein umfangreiches Schrifttum vor, das — etwa mit den Arbeiten W. Köhlers (1921) beginnend — sowohl experimentelle Untersuchungen über das Verhalten beim Zusammenstecken, -knüpfen oder -bauen verschiedenster Materialien und Gegenstände unter Laborbedingungen als auch neuerdings Freilandbeobachtungen (Goodall 1963, 1965; Kortlandt 1967, u. a.) zum Inhalt hat.



In diesem Zusammenhang scheinen bisher jedoch noch kaum Hinweise auf eine Spezialität mancher Orang-Utans erfolgt zu sein, welche man als „Seildrehen" bezeichnen könnte. Es besteht darin, daß im Zoo gehaltene Orang-Utans als Nachtlager o. ä. gebotene Holzwolle in gleichsinniger Drehrichtung zu mitunter über 3 m langen „Seilen" zusammenzwirnen, die meist als „Schaukel" am Deckengitter befestigt werden (Abb.). Manchmal ist die Zugfestigkeit der so gefertigten „Seile" nur gering, manchmal so groß, daß sich ein ausgewachsener Mann daran emporziehen kann oder die — sicherlich über 50 kg schweren — Tiere damit umherschwingen können. Von den 12 Orang-

Z. Säugetierkunde 40 (1975) 320—321

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Utans des Duisburger Zoos (3 erwachsene Zuchtpaare, 6 hier geborene Jungtiere) ist nur das ca. 7jährig aus Sumatra importierte Männchen „Major“ einigermaßen regelmäßig als „Seiler“ tätig; ich erinnere mich aber, daß es unter den Orang-Utans des Berliner Zoologischen Gartens einen – ebenfalls männlichen – “Seiler“ gab bzw. gibt.

Literatur

GOODALL, J. (1963): My life among wild chimpanzees. Nat. Geogr. Mag. **124**, 272—308.

— (1965): Chimpanzees of the Gombe Stream Res. Primate behavior, 425—473.

KÖHLER, W. (1921): Intelligenzprüfungen an Menschenaffen. Berlin.

KORTLANDT, A. (1967): Experimentation with chimpanzees in the wild. Transact. 1. Congr. Int. Primatol. Soc. 1966, 208—224.

Anschrift des Verfassers: Dr. W. GEWALT, D-4100 Duisburg 1, Zoologischer Garten

SCHRIFTENSCHAU

ANDEREGG, R. (Ed.): **Key-Word-Index of Wildlife Research.** Vol. I. Schweizerische Dokumentationsstelle für Wildforschung, Universität Zürich, 1974. 365 S.

Der vorliegende Band I gibt einen Überblick über 1400 wildbiologische Publikationen aus dem Jahre 1973. Mit Hilfe von mehr als 7000 Stichworten können die entsprechenden wissenschaftlichen Beiträge schnell aufgefunden werden. Das Stichwortverzeichnis wird ergänzt durch ein Autoren- und Titelverzeichnis mit Zeitschriftenangabe. Ferner enthält der Band eine Liste der verwendeten Stichworte mit Synonymen, eine Liste der Tierarten mit wissenschaftlichem und dreisprachigem volkstümlichen Namen und eine Liste der bearbeiteten Zeitschriften. Alles in allem stellt der Band eine wertvolle Hilfe dar, um sich schnell über die neueren Publikationen in speziellen wildbiologischen Fragen zu orientieren.

J. LANGE, Stuttgart

GRAU, H.: **Vergleichende Darstellung des Lymphgefäßsystems der Säugetiere.** H. 19 der Schriftenr. „Fortschritte der Veterinärmedizin“ (Beihefte zum Zentralblatt für Veterinärmedizin). Berlin u. Hamburg: Paul Parey 1974. 82 S., 31 Abb. Kart. 33,– DM.

Im vorliegenden Heft wird zusammenfassend und unter vergleichendem Aspekt die Topographie des Lymphgefäßsystems dargestellt. Neben Einleitung und Schlußbetrachtung befassen sich 6 Kapitel mit den Lymphgefäßsystemen der großen Körperregionen Kopf, Hals, Schultergliedmaße, Brusthöhle, Beckengliedmaße und Beckenwand sowie Beckeneingeweide und Bauchhöhle. Jedes dieser Kapitel ist weiter unterteilt, indem zunächst die Lymphozentren und dann die Lymphgefäße der Körperregionen besprochen werden. Basis der vergleichenden Betrachtung bilden die Verhältnisse bei Haussäugetieren und Mensch, da hier das Lymphgefäßsystem am besten bekannt ist. Aber auch Ergebnisse an anderen Säugetieren wie Primaten, Rodentia, Insektivoren, Chiropteren, Edentaten und Marsupialia sind aufgenommen.

Der Autor, durch mehrere Studien über das Lymphgefäßsystem bekannter Veterinäranatom, hat im wesentlichen zwei Anliegen. Zum einen sollen die Wissenslücken über die Topographie des Lymphgefäßsystems bei vielen Säugetieren aufgedeckt werden und zu weiteren Studien anregen; zum anderen aber wird auf die mangelnde Einheitlichkeit in der Nomenklatur hingewiesen. Während die allein auf den Menschen zugeschnittene Nomina Anatomica Parisiensia von 1955 nicht ausreicht, ist die kürzlich erarbeitete Nomina Anatomica Veterinaria in stärkerem Maße geeignet, Einheitlichkeit in die vergleichend-anatomische Betrachtungsweise des Lymphgefäßsystems bei Säugetieren zu bringen. Die NAV kommt so auch in dieser Studie zur Anwendung.

D. KRUSKA, Hannover

Heinemann, D.: **Willkommen in Ostafrika.** Auf Fotosafari durch die Nationalparks und Wildreservate in Kenia, Tansania und Uganda. Zürich—München: Kindler Verlag 1974. 200 S., 24 farb. Bildseiten, 29,80 DM.

Heinemann schildert seine Eindrücke von einer zweiwöchigen Safari durch Kenia und Tansania, verknüpft mit den Erlebnissen einer früheren Flugsafari nach Uganda, die ihn dort jedoch lediglich in einige Parks geführt hatte. Neben den eigenen Erlebnissen vermittelt der Verfasser auch Überlegungen, die wohl jeder Biologe anstellt, wenn er diese Länder, ihre Natur, Menschen und Probleme kennenlernt. Im Anhang gibt es neben einem überflüssigen Kapitel über das Fotografieren ein nützliches Verzeichnis der ostafrikanischen Parks (mit Angabe der Charakterpflanzen) und ein Sachregister, das neben dem deutschen Tiernamen auch denjenigen in englisch und Suaheli nennt.

Für manchen Afrikatouristen ist das Buch lesenswert. Für den Biologen bringt dieser Reisebericht nichts Neues.

J. Lange, Stuttgart

Angst, W.: **Das Ausdrucksverhalten des Javaneraffen *Macaca fascicularis* Raffles, 1821.** H. 15 d. Schriftenreihe Fortschritte der Verhaltensforschung - Advances in Ethology (Beihefte zur Zeitschrift für Tierpsychologie). Berlin u. Hamburg: Paul Parey 1974. 91 S., 16 Abb., 4 Fig., 4 Schemata. Kart. 35,60 DM.

In einer umfangreichen und detaillierten Studie faßt Angst seine Ergebnisse zur innerartlichen Kommunikation von Javaneraffen zusammen. Die Zuchtgruppe des Basler Zoos stellt den Grundstock seines Materials. Vergleichend hinzugezogen wurden aber auch Tiere aus den Zoos Rapperswil und Mühlhausen. Einleitende Kapitel führen in die Problematik ein; Grundsätzliches zum Ausdrucksverhalten sowie die Bedeutung persönlicher Beziehungen der Einzelindividuen in der Sozietät werden erläutert. Insgesamt erweist sich das Ausdrucksverhalten als ein Komplex, der in mehrere Hauptfelder gegliedert werden kann. In diesem Sinne werden Droh- und Imponierverhalten, Kontaktbereitschaft, Unterwürfigkeit, Aggressivität und Furcht, männliche und weibliche Sexualrolle u. a. m. als Hauptfelder des Ausdrucks vorgestellt. 76 Ausdrucksleistungen setzen sich aus 106 Elementen zusammen. Situationsabbildungen und Ausdrucksskizzen belegen die textlichen Analysen. Auch auf die vielfältigen Verflechtungen zwischen Form des Ausdrucks, Auslösung und Motivation wird eingegangen. Die Ontogenese des Ausdrucksverhaltens wird ebenfalls angedeutet.

D. Kruska, Hannover

Chaline, J.; Baudvin, H.; Jammot, D.; Saint Girons, M.-C.: **Les proies des rapaces (petits mammifères et leur environnement).** Paris: Doin 1974. 144 S., 62 Abb. u. 4 Fototaf., kt. 45,— Fr.

Einem Abriß der Ernährungsweise der Greifvögel und Eulen Frankreichs, einem Beispiel für die unterschiedlichen Speisezettel von Schleier-, Sumpfohr- und Waldohreule in der Picardie und für den regionalen Nahrungswechsel bei der Schleiereule in Frankreich folgen Bestimmungsschlüssel und Beschreibungen der Schädel, bei den Insektenfressern auch der Extremitätenknochen der Kleinsäuger. Hinweise auf charakteristische Skelettelemente anderer Wirbeltiere, die Verbreitung der Kleinsäuger in Frankreich und ihre Lebensweise, ihre Quartärgeschichte und Anwendungen von Gewöllanalysen runden das Büchlein ab. Dank der Beteiligung zweier Spezialisten für pleistozäne Formen (Chaline, Jammot) werden in der Paläontologie gebräuchliche Merkmale verwendet, die zum Teil bei der Betrachtung rezenter Arten nicht berücksichtigt werden (etwa die Gestalt des Gelenkfortsatzes am Unterkiefer der Spitzmäuse). Die Darstellung dieser Kennzeichen mag zur Überprüfung ihrer innerartlichen Variabilität und Klärung ihrer Funktion an rezentem Material anregen und damit wiederum die Bewertung von Fossilien verbessern. Wertvoll sind die zahlreichen, zum Teil sorgfältigen und detailreichen Abbildungen und die Bezeichnung vieler Strukturelemente bei den Insectivoren. Ein weiterer Vorzug liegt darin, daß dem Buch ganz überwiegend unmittelbare Erfahrungen der Autoren zugrunde liegen. Das entschuldigt auch die Verwendung von Merkmalen wie der Schädelnähte zwischen Nasalia, Praemaxillaria, Frontalia, die ihrer breiten Streuung wegen nicht sehr geeignet sind. Einige Fehler in der Bezeichnung von Abbildungen stören etwas (Tafel IV; Fig. 22/10, 24, 58).

J. Niethammer, Bonn

GROVES, COLIN P.: **Horses, asses and zebras in the wild.** Newton Abbot-Devon: David & Charles (Holdings) Ltd. 1974. Price: £ 3.50.

Ein Buch über wissenschaftliche Tatsachen von Equiden, populär gehalten. Es bringt Daten, welche Pferdefreunde interessieren werden; dem Fortschritt moderner wissenschaftlicher Forschung ist leider kaum Rechnung getragen. Zu bedauern ist insbesondere, da das Werk dem Gedenken an ERNA MOHR gewidmet ist, daß die Dokumente, welche diese treffliche Kennerin der Przewalski-Pferde in ihren letzten Lebensjahren vorlegte, über die Variabilität dieser Tiere und ihre Typveränderung als Folge von eigenwilligen Vorstellungen von Zuchtleitern, keine Erwähnung finden. Dieses Wissen ist aber für das Verständnis für Haustiereigenarten von grundsätzlicher Bedeutung. W. HERRE, Kiel

ANGERMEIER, W. F.: **Kontrolle des Verhaltens — Das Lernen am Erfolg.** Berlin—Heidelberg—New York: Springer Verlag. Heidelberger Taschenbücher, B. 100, 1972. 51 Abb., 205 S. Geh. 14,80 DM.

Während eines langjährigen Aufenthaltes in den Vereinigten Staaten hat sich W. F. ANGERMEIER intensiv mit den Problemen des Lernverhaltens auseinandergesetzt. Es ist das Ziel des Autors, deutsche Studenten mit den englischsprachigen Veröffentlichungen auf dem Gebiet der operanten Verhaltensanalyse vertraut zu machen.

Das Buch behandelt u. a. die Grundbegriffe des operanten Verhaltens (Kap. I), verschiedene Verstärkungsschemen (Kap. II) und operante Verhaltensvariablen (Kap. V). In Kapitel VI werden phylogenetische Aspekte zum Lernverhalten diskutiert, die sicher nicht uneingeschränkte Zustimmung finden werden. Weiterhin werden verschiedene Theorien bekannter amerikanischer Psychologen in Kurzform dargestellt (Kap. VII) und die Möglichkeiten der Analyse operanten Verhaltens in einer Ausschau behandelt (Kap. VIII). Ein deutsch-englisches Glossar, ein Literatur-, Sach- und Autorenverzeichnis bilden den Abschluß des Buches.

Der Autor hat sich um eine klare Darstellung der Problematik bemüht. So sind u. a. Prinzipien und Lehrsätze durch Farbunterlegung besonders hervorgehoben. Weiterhin tragen eine Fülle von Beispielen zum Verständnis bei. Die Übersetzung verschiedener englischer Fachausdrücke ist nicht immer glücklich gewählt worden, was u. a. daran liegen mag, daß deutschsprachige Arbeiten zum Lernverhalten nicht berücksichtigt worden sind. Es ist das Verdienst des Autors, die englischsprachigen Veröffentlichungen zum Lernverhalten durch diesen Beitrag einer breiteren Leserschaft zugängig gemacht zu haben. R. LÖHMER, Hannover

SAMBRAUS, H. H.: **Das Sexualverhalten der domestizierten einheimischen Wiederkäuer.** H. 12 der Schriftenreihe Fortschritte der Verhaltensforschung — Advances in Ethology. Beiheft zur Zeitschrift für Tierpsychologie. Berlin und Hamburg: Paul Parey 1973. 100 S., 31 Abb., 41 Tab. Kart. 37,— DM.

In Erweiterung einer ersten Studie über „Das Sexualverhalten des Hausrindes speziell des Stieres" (Beiheft 6 zur Zeitschrift für Tierpsychologie) legt SAMBRAUS nunmehr eine zusammenfassende Arbeit über das Sexualverhalten von Ziege, Schaf und Rind vor. Individuen unterschiedlicher Rassen dieser drei Arten wurden über mehrere Jahre zum Teil bei freier Herdenhaltung beobachtet, so daß reichhaltige Information über diesen Bereich des Verhaltensinventars vorliegt.

Männliche Jungtiere zeigen schon in sehr frühem Alter Neigungen zum Aufsprung, wobei das Geschlecht des Partners zunächst kaum oder nur von geringer Bedeutung ist. Erst durch das Verhalten der Adulten werden diese Verhaltensweisen auf brünstige ♀♀ gelenkt. Das Sexualverhalten männlicher Tiere wird in die drei Phasen: Suche nach brünstigen ♀♀, Paarungseinleitung und Begattung unterteilt. ♀♀ im Oestrus werden von den ♂♂ olfaktorisch erkannt. Haut, Kot und Harn von zufällig in der Nähe weilenden Tieren werden bei freier Herdenhaltung von den ♂♂ häufigen Geruchskontrollen unterzogen. In der anschließenden Phase der Paarungseinleitung werden Häufungen von Aufsprungintentionen deutlich. Auf diese Weise wird die Paarungsbereitschaft der brünstigen ♀♀ geprüft. Erst bei ausreichender Duldung der ♀♀ kommt es schließlich zum Coitus, der nur wenige Sekunden dauert.

Die Verhaltensweisen der domestizierten Wiederkäuer werden mit denen wildlebender Arten verglichen. Grundlegende Unterschiede konnten nicht nachgewiesen werden.

D. KRUSKA, Hannover

CHRISTEN, A.: **Fortpflanzungsbiologie und Verhalten bei *Cebuella pygmaea* und *Tamarin tamarin* (Primates, Platyrrhina, Callithricidae).** H. 14 der Schriftenreihe Fortschritte der Verhaltensforschung – Advances in Ethology. Beiheft zur Zeitschrift für Tierpsychologie. Berlin und Hamburg: Paul Parey 1974, 79 S., 50 Abb., 22 Tab. Kart. 39,60 DM.

Cebuella pygmaea (Zwergseidenäffchen) und *Tamarin tamarin* (Mohrentamarin) leben in schwer zugänglichen Regionen des oberen bzw. unteren Amazonas. Freilandbeobachtungen dieser Callithriciden-Species sind erwünscht, da über die Verhaltensbesonderheiten dieser Tiere nur wenig bekannt ist. Aber Feldstudien sind einerseits durch die oben erwähnten Biotope erschwert, andererseits ist insbesondere *Cebuella* durch die geringe Körpergröße (145 g Körpergewicht) und das Leben in den Wipfeln der Urwaldriesen genaueren Beobachtungen entzogen.

ANITA CHRISTEN hat deshalb im Anthropologischen Institut der Universität Zürich Fortpflanzungsbiologie und Verhalten von *C. pygmaea* und *T. tamarin* in Gefangenschaft studiert und die Ergebnisse im vorliegenden Heft zusammengestellt. 5 *Cebuella* und 3 *Tamarin* stellen die Basis des Vergleichs dar. Es sind Wildfänge, und wesentliche Änderungen angeborener Verhaltensweisen durch die Gefangenschaft sind nicht zu erwarten. Ingesamt wurde $2^1/_2$ Jahre lang beobachtet. Angaben über Haltungsbedingungen der Tiere, Futterzusammensetzung und Parasitenbefall gehen aus der Einleitung hervor.

Im ersten Hauptteil der Studie werden Paarungsverhalten, Gravidität und Geburt sowie Geburtszustand und Entwicklung der Jungtiere bei beiden Species beschrieben und miteinander verglichen. Auch Literaturangaben über *Callithrix jacchus, Oedipomidas oedipus, Callimico goeldii* und *Saimiri sciureus* sind in den Vergleich einbezogen. Während der Beobachtungszeit wurden 17 *Cebuella* (7 Zwillinge, 1 Drillingsgeburt) und 8 *Tamarin* (4 Zwillinge) geboren. Röntgenbilder von Jungen beider Arten geben Aufschlüsse über Zahndurchbruch und Ossifikation der Hand- bzw. Fußwurzelelemente und der langen Röhrenknochen. Von *Tamarin* wurden darüber hinaus 3 Placenten mikroskopisch und histologisch untersucht.

Der zweite Hauptteil der Studie gibt Aufschlüsse über Nahrungsaufnahme, Komfortverhalten, Lokomotion, Sozialverhalten, Lautgebung und Lernfähigkeit. Lautäußerungen wurden auf ein Tonband aufgenommen und frequenzanalysiert. Bei *Cebuella* werden 10, bei *Tamarin* 7 Laute unterschieden. Tests zur Lernfähigkeit ergaben, daß kleinere Manipulationen erlernt werden, und optische Dressuren zeigten, daß zweidimensionale Formen gleicher Farbe unterschieden werden. Desgleichen werden auch die Farben Rot, Grün, Blau und Gelb von 12 verschiedenen Grautönen auseinandergehalten.

Insgesamt liegt eine schöne Studie mit zahlreichen Abbildungen, Bewegungsskizzen und Tabellen vor, die jeden Anthropologen, Säugetierforscher und viele Mediziner interessieren dürfte.

D. KRUSKA, Hannover

PREUSS, F., und WÜNSCHE, A.: **Über einige neue Kapselkörper an den Schweinezehen und andere Gleitstrukturen bei verschiedenen Species, zugleich ein Beitrag zur Sesambeinfrage und zur Interosseusfrage.** Beiheft 21 zum Zentralblatt für Veterinärmedizin. Berlin u. Hamburg: Paul Parey 1974. 84 S., 3 Abb. Kart. 35,— DM.

Im vorliegenden Beiheft berichteten die Verfasser über ihre makroskopischen und mikroskopischen Untersuchungen an bisher bekannten und teilweise auch unbekannten Gelenkkapselkörpern der Schweinezehe. In einer sehr ausführlichen und eindrucksvollen Diskussion werden als Ergebnis 16 Kriterien für die Kapselkörper erarbeitet. Nach Abhandlung der Sesambein- und Interosseusfrage geben die Autoren 3 Hauptfunktionen für die Kapselkörper an, die sie im weiteren beispielhaft belegen. Abschließend erfolgt eine Untersuchung gelenkunabhängiger Gleitdruckstrukturen, deren regelmäßige Verbindung mit einer Synovialkapsel nachgewiesen wird. In diesem Zusammenhang wird der Begriff des Kammerfeldes (Cubiculus) geprägt, das als 4. synoviale Einrichtung angesprochen wird.

Der klare Aufbau, die exakten Untersuchungen und die Logik der Diskussion ergeben zusammen mit der Erarbeitung von nicht weniger als 149 Literaturstellen die Qualität dieser Arbeit.

K. POHLMEYER, Hannover

Mammals

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

40. BAND · HEFT 6

DEZEMBER 1975





VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Inhalt

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts and by Current Contents (Series Agriculture, Biology and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

Dieses Heft enthält drei Beilagen des Verlages Paul Parey

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

Herausgeberschaft und Schriftleitung: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Herrn Prof. Dr. Manfred Röhrs, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule, 3000 Hannover, Bischofsholer Damm 15. Korrekturfahnen bitten wir z. Hd. Herrn Prof. Dr. Harald Schliemann, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität, 2000 Hamburg 13, Papendamm 3, zurückzusenden.

Manuskripte: Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen, sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse von wenigen Zeilen in deutscher und englischer Sprache sowie eine englische Übersetzung des Titels beizufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerokopie, Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe der von der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH abgeschlossenen Gesamtverträge zu behandeln.

Sonderdrucke: Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 148,— DM zuzügl. amtl. Postgebühren. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 27,20 DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden.

Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Z. Säugetierkunde 40 (1975), 6, S. 325—384
ISSN 0044—3468 / ASTM-Coden: ZSAEA 7 40 (6), 325—384 (1975)

Die Gattungen *Rattus* und *Maxomys* in Afghanistan und Nepal

Von J. Niethammer[1] und J. Martens[1]

Zoologisches Institut der Universität Bonn und Institut für Zoologie der Universität Mainz

Eingang des Ms. 25. 2. 1975

Das Genus *Rattus* gehört mit seiner Formenfülle zu den taxonomisch problemreichsten Säugetiergruppen. Wenn auch in den letzten Jahren viele Arten abgespalten worden sind, und die Gattung dadurch übersichtlicher wurde, bleibt die richtige Abgrenzung der Formen in der immer noch umfangreichen Gruppe in vielen Fällen zu klären.

Es erscheint zweckmäßig, der Abgrenzung von *Rattus* die Arbeit Misonnes (1969) zugrunde zu legen. Danach gehören dieser Gattung nur ursprünglich in Australien und Asien, nicht aber in Afrika beheimatete Arten an. Das Häufigkeitszentrum ist Südostasien. Von hier aus erreichen aus dem Subgenus *Rattus* Afghanistan gerade noch 2, Nepal aber 3 Arten. Weitere in Nepal vorkommende Arten, die in der Literatur meist zu *Rattus* gerechnet werden, gliedert Misonne einem eigenen Genus *Maxomys* ein.

In den Jahren 1964—66 und 1973 konnte J. N. Material von *R. rattus* und *R. rattoides* in Afghanistan sammeln und außerdem von Tieren, die die Herren Dr. G. Nogge und G. Kühnert freundlicherweise lebend geschickt hatten, Karyogramme anfertigen. Ebenso hat J. M. 1969/70, 1973 und 1974 *R. rattus, R. rattoides, Maxomys eha* und *M. niviventer* in Nepal sammeln und 2 lebende *R. rattoides* zu Chromosomen-Untersuchungen mitbringen können. 1973 unterstützte ihn dabei Herr Dr. D. Plath, 1974 Herr W. Beck.

Mit dem vorliegenden Beitrag möchten wir vor allem die Abgrenzung der Arten *R. rattus* und *R. rattoides* erörtern, im Anschluß daran auch die Belege von *Maxomys* besprechen.

Rattus

1. *Rattus rattoides* — Turkestanratte

Nach Ellerman (1961) unterscheiden sich *R. rattus* und *R. rattoides* durchgehend nur in der Schwanzfärbung. Bei *R. rattus* ist der Schwanz einfarbig dunkel, bei *R. rattoides* aber zweifarbig, nur dorsal dunkler, ventral aber weißlich. “ . . . the possibility that *rattoides* is merely a colour phase of *Rattus rattus* cannot be dismissed as their skulls are indistinguishable” (Ellerman 1961). In Afghanistan und Nepal bietet sich die Möglichkeit, bei sympatrischem Vorkommen die Artselbständigkeit von *rattoides* gegenüber *rattus* zu prüfen und *rattoides* aus beiden Ländern zu vergleichen. Wie weit sich das Areal von *R. rattoides* von Nepal aus weiter nach Osten erstreckt, ist nicht überzeugend geklärt und soll hier auch nicht untersucht werden.

[1] Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft (J. N., J. M.) und des Deutschen Akademischen Austauschdienstes (J. M.). — Zugleich Ergebnisse der Nepal-Reisen von J. M. 1969—1974, Nr 33. — Nr. 32: Senckenbergiana biol. **56** (1/3): 39—41, 1975.

Z. Säugetierkunde 40 (1975) 325—355

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

a. Afghanistan

Unterlagen: 2 ♂ Paghman bei Kabul, 2300 m; 30 ♂, 29 ♀, 2 ? Kabul, 1800 m; 1 ♀ Salang-Paß, ca. 2400 m; 1 ♂ Nimla, 1000 m; 4 ♂, 1 ♀ bei Gusalek, Nuristan, 1000 m und 1800 m, Coll. J. N.; Gewöllschädel s. Fundortliste in Abb. 1. — Im British Museum, London: 2 ♂, 2 ♀ bei Baharak, Badakhshan, 1430 m; 1 ♂, Jurm, Badakhshan, von Mitgliedern der Universität Aberdeen im August 1968 gesammelt, noch unpubliziert; außerdem sah J. N. hier 2 von CHAWORTH-MUSTERS 1939 bei Paghman gesammelte, bei ELLERMAN (1961) erwähnte *R. rattoides.* Zum Vergleich konnte J. N. im Museum Moskau 26 südrussische *R. rattoides* untersuchen.

Verbreitung: Nach Abb. 1 kommt *R. rattoides* in der Nordhälfte Afghanistans vor, fehlt dagegen im Süden. Trotz recht intensiver Sammeltätigkeit ist sie hier bisher nicht gefunden worden. Da die Turkestanratte auch in entsprechenden Breiten der Nachbarländer Iran und Westpakistan fehlt, war dies zu erwarten. Hingegen dürften die leeren Flächen in Nord-Afghanistan eher Sammlungslücken widerspiegeln.

Ökologie: In Kabul ersetzt die Turkestanratte als Kulturfolger die Hausratte. Alle meine (J. N.) Belegstücke aus der Stadt stammen aus Häusern und Gehöften. Auch im übrigen Hindukusch und in Nord-Afghanistan dürfte *R. rattoides* in enger

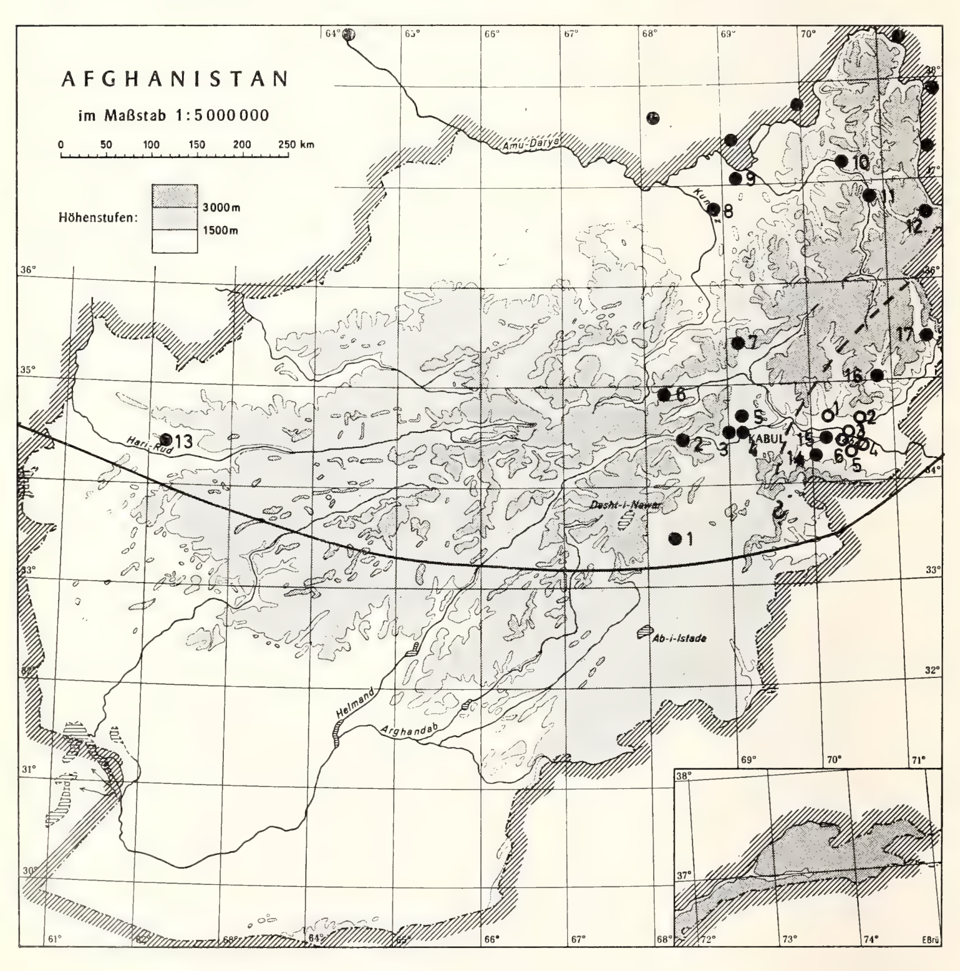


Abb. 1. Verbreitung von *Rattus* in Afghanistan

Bindung an den Menschen leben. Eine Ausnahme bilden die Tiere in Nuristan, die in Felsen und im Zedern-Baluteichenwald, weit entfernt von menschlichen Dauersiedlungen, gefangen wurden. Auch GAISLER et al. (1967) trafen *R. rattoides* im Becken von Djalalabad nur in Felsen an. Die Häuser sind hier von *R. rattus* besetzt, der weiter westlich fehlt. Die Synanthropie scheint damit durch *R. rattus* behindert, denn wo er, wie in Nord-Afghanistan, fehlt, geht unter ähnlichen Temperaturbedingungen *R. rattoides* in die Häuser (z. B. Hotel Kundus, wo J. N. im August 1974 eine erschlagene Turkestanratte sah).

R. rattoides ist von den tiefsten Lagen — Ebene des Amu Darya bei Darkat, 400 m — bis ungefähr 2600 m verbreitet: Gewöllbelege aus Paghman; Fänge durch HASSINGER bei 2500 m am Shibar-Paß.

Kennzeichen

Wir gehen hier nur auf Merkmale ein, die zur Unterscheidung zwischen *R. rattus* und *R. rattoides* (Tab. 1) oder zur Unterartengliederung von *R. rattoides* von Bedeutung sind.

Rattus rattoides: ●

Nr.	Ort	Sammler/Zitat	Beleg
1	Ghasni	HASSINGER	5 Bälge/Schädel
2	Unai-Kotal, 2600 m	NIETHAMMER	1 Gewöllschädel
3	Paghman, 2300—2600 m	NIETHAMMER	2 Bälge/Schädel, 10 Gewöllschädel
		HASSINGER	
	2000 m	ZIMMERMANN	1 Balg/Schädel
4	Kabul, 1800 m	NIETHAMMER	ca. 50 Bälge/Schädel
5	Karisimir, 1800 m	NIETHAMMER	1 Gewöllschädel
6	Shibar-Paß	HASSINGER	5 Bälge/Schädel
7	Salang-Paß	NIETHAMMER	1 Balg/Schädel
	2540 m	ZIMMERMANN	2 Bälge/Schädel
8	Kundus	HASSINGER	2 Bälge/Schädel
9	Darkat am Amu-Darja	NIETHAMMER	1 Gewöllschädel
10	Faisabad	HASSINGER	2 Bälge/Schädel
11	Jurm und Baharak, 1400 m	Aberdeen-Exp.	5 Schädel, einige Bälge
12	Zebak/Ishkashim	HASSINGER	13 Bälge/Schädel
13	Herat	HASSINGER	11 Bälge/Schädel
14	Nimla, 1000 m	KULLMANN	1 Balg/Schädel
15	Darontah-Berge, 600 m	GAISLER et al.	3 Bälge/Schädel
16	Gusalek, 1200 und 2000 m	NIETHAMMER	6 Bälge/Schädel
17	Kamdesh	HASSINGER	11 Bälge/Schädel
	Rattus rattus: ○		
1	Laghman, 800 m	GAISLER et al.	
		NIETHAMMER	1 Balg/Schädel
2	Dar-i-Nur, 1200 m	GAISLER et al.	
		NIETHAMMER	7 Bälge/Schädel
3	Bisut, 600 m	GAISLER et al.	
		NIETHAMMER	8 Bälge/Schädel
4	Somarkhel	GAISLER et al.	
5	Sarshahi	GAISLER et al.	
6	Jalalabad	GAISLER et al.	

Strichellinie: vermutete Westgrenze von *Rattus rattus* in Afghanistan. Durchzogene Linie: vermutete Südgrenze von *Rattus* in Afghanistan

Tabelle 1

Unterschiede zwischen *R. rattus* und *R. rattoides* in Rußland nach Vinogradov und Argiropulo 1941 (V) und in Nepal nach Abe 1972 (A)

Merkmal	*rattoides*	*rattus*
1 Schwanzfärbung (V, A)	ventral heller als dorsal	ventral ebenso dunkel wie dorsal
2 Frontoparietalnaht (V)	Winkel	flacher Bogen
3 kaudale Palatinumsgrenze (V)	bei kaudaler M^3-Grenze	deutlich hinter kaudaler M^3-Grenze
4 kaudale Nasaliagrenze (A)	an der Fronto-Intermaxillargrenze	vor der Fronto-Maxillargrenze
5 Nasaliabreite (A)	relativ breit	relativ schmal

1. In den meisten Fällen sind die Schwänze der afghanischen *R. rattoides* deutlich, in 5 Fällen schwach, einmal (Kabul) ventral nicht erkennbar heller als dorsal. Schwänze, an denen die Zweifarbigkeit nicht oder wenig hervortritt, sind insgesamt hell.

2. Die Ratten aus Kabul, Paghman, vom Salang und aus Badakhshan zeigen eine gewinkelte Frontoparietalnaht. Bei den Tieren aus Nuristan und Nimla hingegen verläuft sie im Bogen (Abb. 2). Bei Jungtieren ist der Winkel gewöhnlich weniger deutlich als bei Erwachsenen.

3. Die Lage der Palatinumsgrenze im Vergleich zur Stellung der letzten Molaren ist altersabhängig. Trägt man die Differenz zwischen Palatinum- und hinterem M^3-Rand in Abhängigkeit von einer altersparallel sich ändernden Größe wie der Diastemalänge auf (Abb. 3, Tab. 2), entsteht eine ansteigende Kurve. Diese verläuft bei *R. rattoides* nördlich und südlich des Hindukusch ähnlich und parallel zu einer höher gelegenen Linie für *R. rattus* in Afghanistan. Das für russische Populationen gefundene Merkmal trifft hier also zu. Eine Ausnahme bilden wieder die ost-afghanischen Tiere, die auch in der Gestalt der Frontoparietalnaht *R. rattus* gleichen.

Tabelle 2

Abstand zwischen kaudalem Rand des Palatinums und der Verbindung der Kaudalgrenzen der letzten Molaren in verschiedenen Populationen von *Rattus rattoides* und *R. rattus* in Abhängigkeit von der Diastemalänge

Mittelwerte für die Diastemalängenklassen (7 bedeutet: 7,0—7,9 mm etc.)

Herkunft	Diastemalänge in mm						n	$\bar{x}$
	7	8	9	10	11	12		
R. rattoides Kabul	— 0,2	0,0	0,1	0,4	0,7	0,5	52	0,20
„ nördl. des Hindukusch	—	— 0,4	—	0,6	0,8	0,8	7	0,23
„ Nuristan	—	0,7	1,0	1,2	—	—	7	0,86
„ Kaschmir und Kumaon	—	0,5	0,7	0,7	0,8	1,0	19	0,76
„ Nepal	— 0,1	0,4	0,6	0,6	1,0	1,7	36	0,67
R. rattus Afghanistan	—	0,7	1,0	1,2	—	—	13	1,07

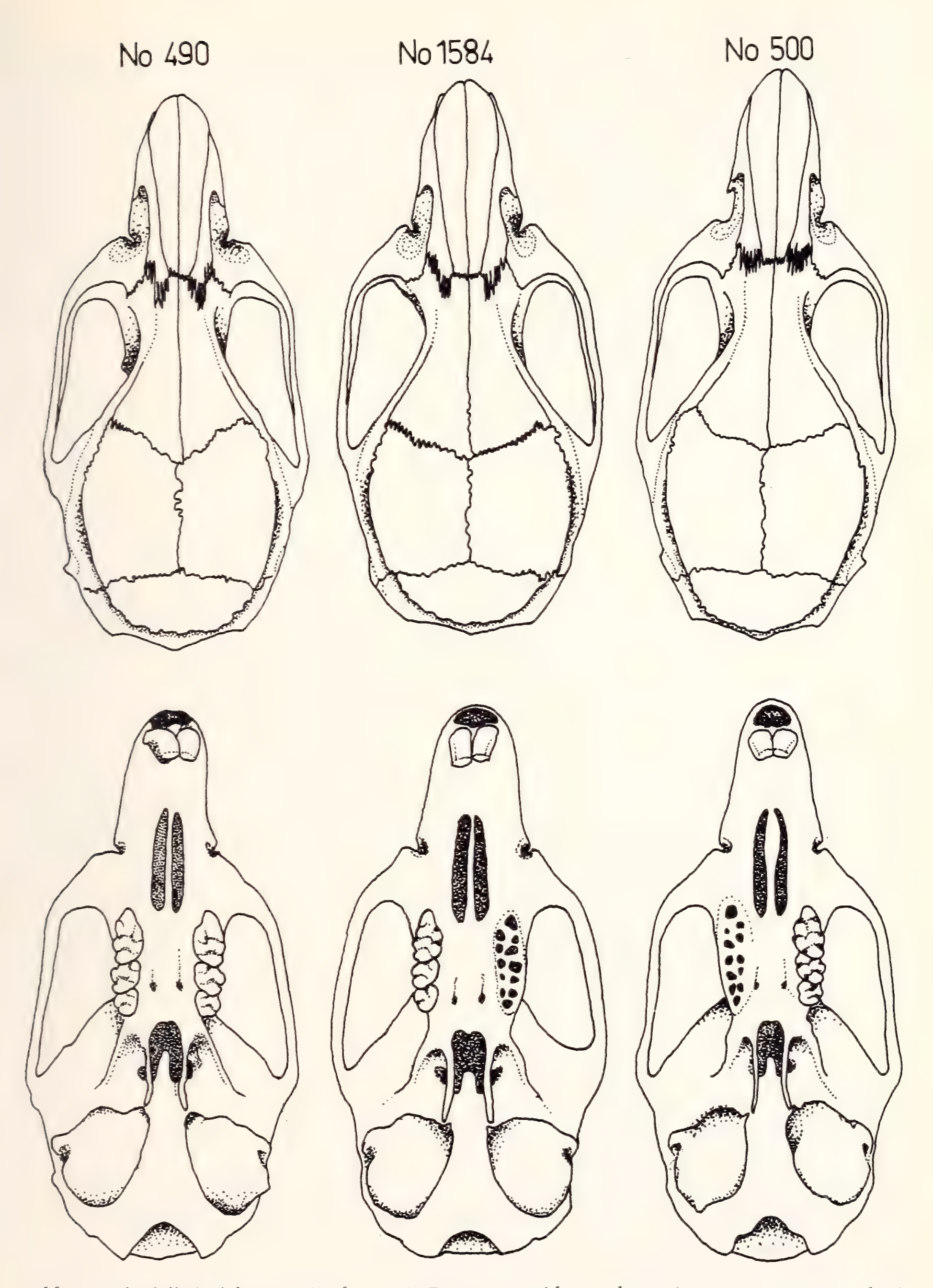


Abb. 2. Schädelbeispiele von (v. l. n. r.) *Rattus rattoides turkestanicus, R. rattus povolnyi* nov. subspec. und *R. rattoides vicerex.* Man beachte den Kaudalrand der Nasalia, die Frontoparietalnaht und den Hinterrand des Palatinums

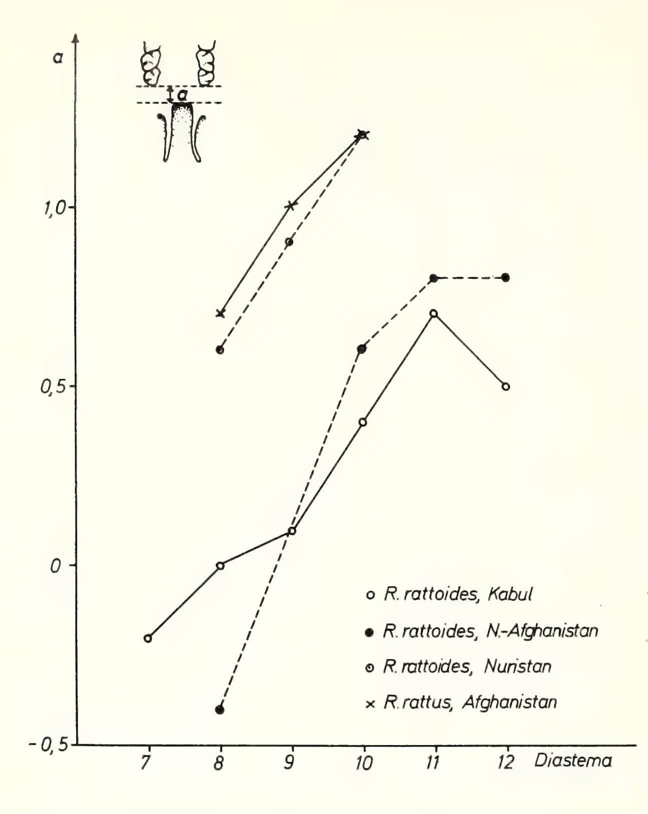


Abb. 3. Lage des kaudalen Palatinumrandes im Vergleich zum Hinterrand der Molarenreihe (a) in Abhängigkeit von der Diastemalänge als altersparalleles Maß in drei Populationen von *R. rattoides* und einer von *R. rattus*

4. Die kaudale Nasalia-Begrenzung afghanischer Turkestanratten entspricht nicht den Verhältnissen, die Abe (1971) für Nepal als typisch angibt. Die Intermaxillar-Fortsätze überragen sie deutlich, wie es Abe für *R. rattus* als kennzeichnend ansieht (Tab. 3). In Afghanistan stimmen beide Arten in diesem Merkmal überein. Nur für Nepal bestätigen die vorliegenden Serien die Angabe Abes.

5. Auch die Breite der Nasalia in Abhängigkeit von ihrer Länge läßt in Afghanistan keinen Unterschied zwischen den Arten erkennen. Auf eine Wiedergabe der Maße sei hier verzichtet, da sich auch zwischen verschiedenen Populationen innerhalb der beiden Arten keine klaren Unterschiede ergeben.

Weitere Kennzeichen

1. Bei allen afghanischen *R. rattoides* ist das Bauchhaar bis zur Basis rein weiß.

2. Ein Außenhöcker von M^2 vorn (T 3), der bei *rattus* verhältnismäßig selten auftritt, kommt bei *rattoides* häufig, wenn auch in schwacher Ausprägung, vor (Tab. 4). Allerdings verwischt sich dieser schwache Unterschied bei Einbeziehung weiterer Populationen.

3. Alveolenmuster (Abb. 4): *Rattus rattoides* und *R. rattus* stimmen hier in den Grundzügen überein, doch neigen bei afghanischen *R. rattoides* die letzten Molaren eher zur Ausbildung zusätzlicher Wurzeln (Tab. 5). Allerdings liegen bisher Werte für *rattoides* nur aus Afghanistan vor. Innerartlich können die Alveolenmuster bei *R. rattus* stärker variieren. So kommen auf der griechischen Insel Kithira bei *R. rattus* im M_3 ähnlich oft Nebenwurzeln vor wie bei afghanischen *R. rattoides*.

Tabelle 3

Verteilung der Differenz kaudaler Nasaliarand — kaudale Grenze der Intermaxillaria in verschiedenen Populationen von *R. rattoides* und *R. rattus* in mm × 10^{-1}.

Negative Werte bedeuten, daß die Nasalia kaudal über die Fronto-Intermaxillargrenze hinausreichen.

Ort	-9 -8	-7 -6	-5 -4	-3 -2	-1 0	1 2	3 4	5 6	7 8	9 10	11 12	13 14	15 16	17 18	19 20	21 22	n	$\bar{x}$
R. rattoides																		
Kabul	—	—	—	—	—	—	—	—	2	9	10	12	15	3	2	1	54	13,4
Ost-Afgha.	—	—	—	—	—	1	1	1	—	2	—	1	—	1	—	—	7	9,6
Nepal	1	—	1	4	1	7	2	1	1	3	—	—	—	—	—	—	21	2,3
R. rattus																		
Afghanistan	—	—	—	—	—	—	2	1	4	—	2	2	3	—	1	—	15	10,5
Nepal	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	2	—	—	3	15,0
Korfu/Griechenland	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	4	2	—	—	—	—	8	11,0

4. Karyogramm: Untersucht 1 ♂, 1 ♀, Kabul. Das Karyogramm (Abb. 5) entspricht dem Bild, das KRÁL (1974) bei 2 Tieren vom Surkhab in Tadschikistan, südliche UdSSR, gefunden hat: 2n = 42; X groß, subtelozentrisch; Y kleinstes Element. Die Autosomen lassen sich in 3 Gruppen gliedern:

7 Paare sind klein und metazentrisch,
6 Paare sind subtelozentrisch, darunter die beiden größten,
7 verbleibende Paare sind telozentrisch.

b. Nepal

Unterlagen: Südl. und nördl. Dhaulagiri: Dhorpatan, 2900 bis 3000 m, 9. IV. 1970 und 21. V. 1973 (Nr. 146, 147, 580). — Gompa bei Tarakot, 3300 m, 14. V. 1970 (218). — Suli Gad-Tal nördl. Dunahi, 3030 und 2900 m, 21. V. und 7. VI. 1970 (220, 263). — Thakkhola: Rupshesara südl. Ghasa, 1800 m, 8. XII. 1969 (73); Titi, 2650 m, 4. VII. 1970 (280); Nabrikot, 2700 m, 5. XI. 1969 (40); Tukche (= Tukucha), 2650 m, 3.—16. X. 1969, 26. VI.—21. VIII. 1970 (5, 6, 14, 279, 312); Marpha, 2700 m, 6.—7. VII. 1973 (705, 712). — Mt. Everest/Khumbu: Lughla, 2950 m, 14. IX. 1970 (420); Khumjung, 3800 m, 18. IX. bis 20. X. 1970 (330, 331, 368, 413—415).

Verbreitung (Abb. 6): *R. rattoides* bewohnt in Nepal offenbar die mittleren und oberen Gebirgslagen, die überwiegend paläarktisch beeinflußt sind. Im Dhaulagiri-Gebiet fing J. M. ihn zwischen 1800 m (südl. Ghasa) und 3300 m (Gompa/Tarakot), im Osten zwischen 1800 m (Jiri) und 3800 m (Khumjung/Khumbu).

ABE (1971) sammelte die Art im Westen angeblich noch we-

Tabelle 4

Auftreten eines oralen Außenhöckers am M² (T3) in verschiedenen Populationen von *Rattus rattus* und *R. rattoides*

Die Zahlen unter der Spalte „T3-Index“ bedeuten: 0 = Fehlen, 1 = Vorhandensein eines kleinen, 2 = Vorhandensein eines deutlichen T3

Art	Herkunft	T3-Index			n	$\bar{x}$
		0	1	2		
rattoides	N- und Zentral-Afghanistan	12	43	7	62	0,92
„	Ost-Afghanistan	6	1	—	7	0,14
„	Pakistan, Kaschmir	32	12	3	47	0,38
„	Kumaon	8	1	—	9	0,11
„	Nepal	14	12	8	34	0,83
„	Sikkim	5	2	—	7	0,19
rattus	Afghanistan	12	1	1	14	0,21
„	Pakistan	10	5	1	16	0,44
„	Nepal	—	1	2	3	1,67

sentlich tiefer, nämlich bei nur 1240 m (Tatopani im Kali-Gandaki-Tal), doch nennt er von derselben Stelle auch *R. rattus.* Nach eigener Kenntnis dieses subtropischen Talabschnittes hält es J. M. für wenig wahrscheinlich, daß *R. rattoides* dort vorkommen kann. Auch so extreme Syntopie, wie sie Abe damit für beide Arten unterstellt, wurde in Nepal bisher nicht nachgewiesen. In Abb. 6 ist diese Nennung nicht berücksichtigt.

Biswas und Khajuria (1955) beschrieben ihren *R. rattus khumbuensis* von Porcha = Phortse, Khumbu, 4300 m Höhe. Das zugrunde liegende Jungtier gehört unserer Ansicht zu *rattoides,* wenn dies auch mit den am Belegstück erkennbaren Merkmalen nicht bewiesen werden kann. Im Museum Kalkutta konnte J. M. 1973 nur noch den Balg untersuchen. An seinem Schwanz ist allenfalls eine Andeutung von Zweifarbigkeit erkennbar. Der bei Biswas und Khajuria (1957) und Ellerman (1961) abgebildete Schädel ist — vor allem in der Gestalt der kaudalen Nasalia-Begrenzung — eher auf *R. rattoides* zu beziehen. Der Fundort liegt nur 4 km von Khumjung entfernt und nahezu auf gleicher Höhe (4300 m war, wie Biswas am 16. 11. 1972 schrieb, zu hoch angegeben, wahrscheinlicher seien 3960 m). In Khumjung aber fing J. M. nur *R. rattoides.*

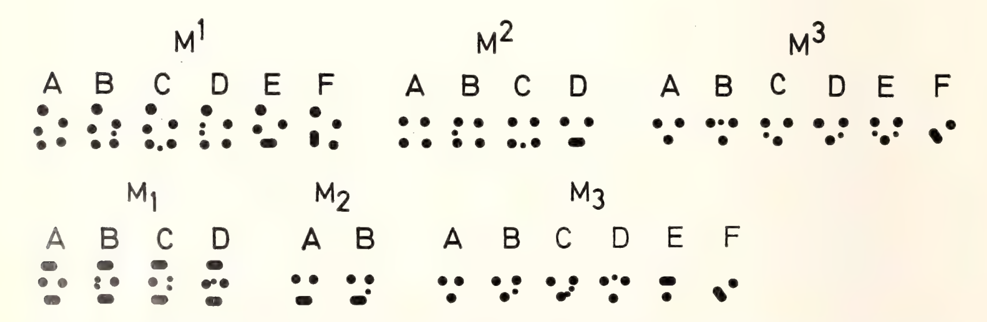


Abb. 4. Die bei *Rattus rattus* und *R. rattoides* (Tab. 5) gefundenen Alveolenvarianten der oberen (M^1–M^3) und der unteren (M_1–M_3) Molaren

In den hochgelegenen Dörfern des dünnbesiedelten Dolpo nördlich der Hauptkette (Innerer Himalaya) fand J. M. weder 1969/70 noch 1973 auch nur ein einziges Exemplar (Terang 3600 m, Mukut 4000 m, Charka 4300 m).

Ökologie: R. rattoides ist auch in Nepal eine Charakterart menschlicher Siedlungen, kann in West-Nepal daneben aber auch in geringer Dichte Habitate bewohnen, die vom Menschen zwar überformt sind, von Siedlungen aber entfernt liegen. Beispiele für synanthrope Lebensweise fanden sich vor allem im Thakkhola-Gebiet im Durchbruchstal des Kali-Gandaki durch die Himalaya-Hauptkette und wenig nördlich davon (Ghasa, Titi, Nabrikot, Tukche, Marpha, Jomosom). Nie gelangen hier Fänge in reichlich vorhandenem, ursprünglichem oder degradiertem Nadelwald. Zwar stammt ein Tier von der Lichtung Thaksang in hochstämmigem Koniferen-Wald über Tukche, doch wird sie im Sommerhalbjahr in einer Art Almwirtschaft von Menschen bewohnt, die dort Buchweizen und Getreide anbauen. Auch in Ost-Nepal fand J. M. diese Ratte von den Ortschaften Jiri bei Those bis in die Hochlagen der Khumbu-Täler des engsten Everest-Gebietes nur als ständigen Begleiter des Menschen. Aber nur in *den* Sherpa-Dörfern des Khumbu kommt *rattoides* vor, die vom Menschen ganzjährig besiedelt sind (z. B. Kharikhola, Lughla, Khumjung, Phortse). In den hochgelegenen Dörfern des Khumbu, die lediglich beim sommerlichen Viehauftrieb und während des Gersten-Anbaus als Unterkünfte dienen und als Heuspeicher ver-

Tabelle 5

Alveolenmuster in verschiedenen Populationen von *R. rattus* und *R. rattoides*

Die Zahlen geben absolute Häufigkeiten an, wobei Unterschiede zwischen Summen für verschiedene Molaren derselben Populationen auf unterschiedlichen Zahlen auswertbarer Alveolenmuster beruhen. Die Großbuchstaben entsprechen den in Abb. 4 dargestellten Varianten

Herkunft	M^1						M^2				M^3						M_1				M_2		M_3					
	A	B	C	D	E	F	A	B	C	D	A	B	C	D	E	F	A	B	C	D	A	B	A	B	C	D	E	F
R. rattoides																												
Kabul und Umgebung	18	1	—	—	—	—	17	3	—	—	1	1	9	1	8	—	56	2	1	—	57	2	26	29	2	1	1	—
Ost-Afghan.	6	—	—	—	—	—	6	—	1	—	4	1	—	2	—	—	7	—	—	—	6	1	3	4	—	—	—	—
R. rattus																												
Afghanistan	9	2	1	—	—	—	11	1	1	—	7	—	—	7	—	—	12	—	—	2	8	5	12	1	—	—	—	1
Korfu	42	1	—	—	1	1	42	—	—	1	36	—	1	1	—	1	23	—	—	—	13	10	13	—	—	—	—	—
Kithira/ Griechenland	49	—	—	1	—	—	48	1	2	—	46	1	4	—	—	—	41	—	3	—	18	26	23	13	1	3	3	—

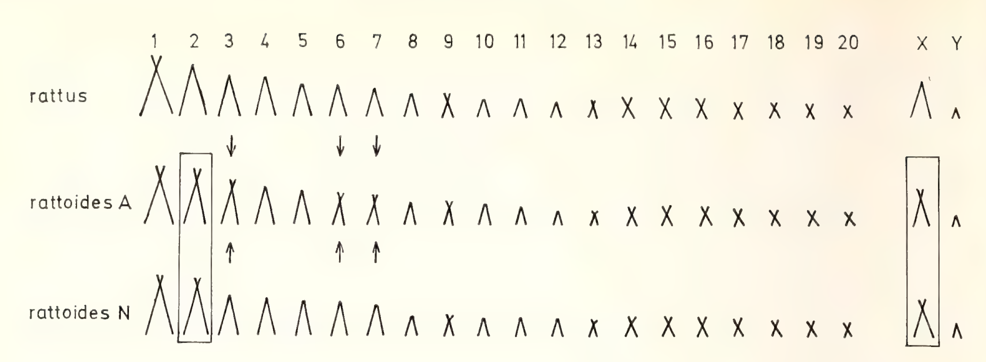


Abb. 5. Karyogramme von *Rattus rattus* in Nepal und Afghanistan, *Rattus rattoides* A in Afghanistan und Südrußland, N in Nepal. Umrahmt die übereinstimmenden Chromosomen, die *rattoides* aller Herkünfte von *rattus* unterscheiden. Pfeile weisen auf die nur bei *rattoides* aus Afghanistan nicht aber die aus Nepal und bei *rattus* subtelozentrischen Autosomen. Anordnung und Zählweise wie bei Markvong et al. (1973)

wendet werden, begegnete J. M. diesen Hausratten ebenso wenig wie in menschlich unbeeinflußten Biotopen (2500—5200 m).

Dagegen stammen aus West-Nepal die folgenden Freilandnachweise: 1. Tal des Suli-Gad nördlich von Dunahi, je 1 Tier am 21. 5. und 7. 6. 1970 bei 3030 bzw. 2900 m: ursprünglicher Wald von *Cupressus torulosa* und *Picea smithiana* in Flußnähe.

2. Gompa bei Tarakot, 1 Tier, 14. 5. 1970, 3300 m. Weitgehend ursprünglicher, hochstämmiger Wald von *Picea smithiana* und *Betula utilis.* Eine winzige Siedlung ist etwa 1 km entfernt, doch steht das *Rattus*-Vorkommen damit nicht in Verbindung, wie die Unterschlupf- und Kotplätze weit entfernt im Wald beweisen.

3. Dhorpatan, 3 Tiere, 9. 4. 1970 und 21. 5. 1973, 3000 m. Zwei stammen aus Bauten, die unmittelbar an Hausmauern angelegt waren, doch ist dieser Anschluß an menschliche Siedlungen sicher erst ganz jungen Datums. Das Gebiet um Dhorpatan war von jeher dünn besiedelt und wird erst seit etwa 15 Jahren von einer kleinen Kolonie tibetischer Flüchtlinge bewohnt. Die altansässige Magar-Bevölkerung unterhält auf der Höhe von Dhorpatan (3000 m und höher) nur Sommersiedlungen aus leichten Holzhütten. In den Koniferenwäldern von Dhorpatan *(Juniperus indica, Pinus excelsa, Abies webbiana)* wurde sonst nur eine „Hausratte" erbeutet, die gänzlich unabhängig von menschlichen Siedlungen lebte.

Im Schrifttum fehlen ökologische Angaben fast ganz. Gruber (1969) nennt als Biotop Kulturland, Büsche und Steine der Terrassenfeld-Umrahmungen sowie degradierten Laubbuschwald. Seine Fundplätze in Ost-Nepal (Jiri, Bigu, Junbesi) liegen offensichtlich alle in unmittelbarer Ortsnähe, zumal gerade in diesem Teil Nepals aufgelockerte Siedlungsweise vorherrscht, die die genaue Abgrenzung von Dörfern oft gar nicht erlaubt. Abe (1971) fing *rattoides* im Kali-Gandaki-Tal ebenfalls nur in Siedlungen (Tatopani, vgl. aber oben, Ghasa, Tukche) und in den Gosainkund-Bergen Zentral-Nepals am Kloster Syng Gompa.

Kennzeichen

1. Bei 24 Bälgen der vorliegenden Sammlung wurde der Schwanz in 13 Fällen als „zweifarbig bis deutlich zweifarbig", 7mal als „schwach zweifarbig", 3mal als „fast einfarbig" eingestuft. Im ganzen wirkt das Merkmal der Schwanzfärbung in Nepal weniger zuverlässig als in Afghanistan.

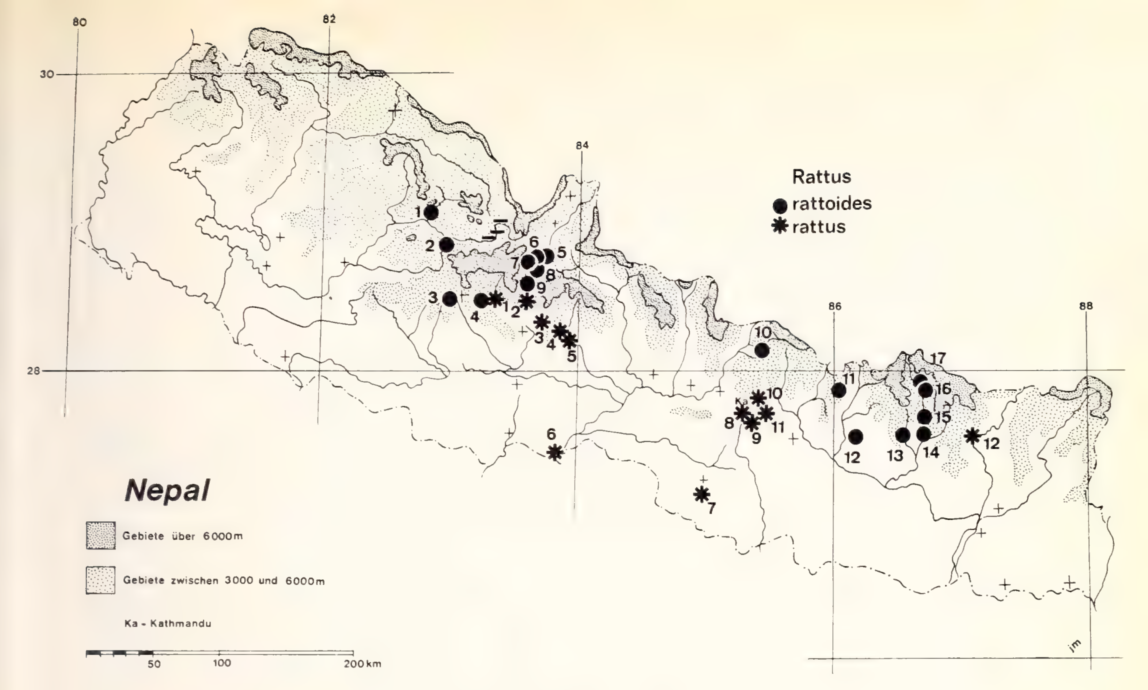


Abb. 6. Verbreitung von *Rattus* in Nepal

Rattus rattoides: ●

Nr.	Ort	Sammler/Zitat	Beleg
1	Suli Gad Tal, um 3000 m	Martens	2 Bälge/Schädel
2	Gompa bei Tarakot, 3300 m	Martens	1 Balg/Schädel
3	Dhorpatan, 3000 m	Martens	3 Bälge/Schädel, 1 Skelett
4	Lumsum	Hyatt / Brit. Mus.	1 Balg/Schädel
5	Jomosom, 2750 m	Martens	Karyogramm
6	Marpha, 2700 m	Martens	2 Bälge/Schädel, Karyogramm
7	Tukche, 2650 m	Martens	5 Bälge/Schädel
		Abe	4 Bälge/Schädel
		Hyatt / Brit. Mus.	1 Balg/Schädel
8	Titi, 2650 m	Martens	1 Balg/Schädel
9	Ghasa, 2080 m	Abe	1 Balg/Schädel
	Rupshesara, 1800 m	Martens	1 Balg/Schädel
10	Syng Gompa, 3200 m	Abe	1 Balg/Schädel
11	Bigu, 2600—2700 m	Gruber in Weigel	7 Bälge/Schädel
12	Jiri, 1900 m	Gruber in Weigel	1 Balg/Schädel
13	Junbesi, 2700 m	Gruber in Weigel	1 Balg/Schädel
14	Karikhola, 2500 m	Martens	1 Balg/Schädel (vgl. *R. nitidus*)
15	Lughla, 2950 m	Martens	1 Balg/Schädel
16	Khumjung, 3800 m	Martens	6 Bälge/Schädel
17	Phortse, 4000 m	Biswas & Khajuria	1 Balg/Schädel

Rattus rattus: ★

Nr.	Ort	Sammler/Zitat	Beleg
1	Muri, um 2100 m	Martens	2 Bälge/Schädel
2	Tatopani, 1240 m	Abe	1 Balg/Schädel
3	Birethanti, 1150 m	Abe	3 Bälge/Schädel
4	Suiketh, 1150 m	Abe	1 Balg/Schädel
	Batula Chaur, 1000 m	Martens	1 Balg/Schädel
5	Pokhara, 800 m	Abe	1 Balg/Schädel
6	Tribeni, um 200 m	Brit. Mus.	1 Balg/Schädel
7	Adhebar, 300 m	Abe	1 Balg/Schädel
8	Kathmandu, um 1300 m	Abe, Brit. Mus.	zahlreiche Belege
9	Godawari, 1450 m	Abe	1 Balg/Schädel
10	Pathibanjyang, 1820 m	Brit. Mus.	1 Balg/Schädel
11	Nagarcot, um 1400 m	Brit. Mus.	1 Balg/Schädel
12	Anghu, Maewe Khola	Hyatt / Brit. Mus.	1 Balg/Schädel

Tabelle 6

Vergleich von *R. rattoides* aus Afghanistan und aus Nepal sowie gemeinsame Unterschiede gegenüber *R. rattus*

	R. rattoides	
	Nepal	Afghanistan
Bauch	überwiegend grau	stets weiß
Frontoparietalnaht	meist Bogen	meist Winkel
kaudaler Rand des Palatinums	deutlich hinter M^3	in Höhe des M^3-Hinterrandes
Nasaliaende	in Höhe des Endes der Intermaxillaria	deutlich vor dem Ende der Intermaxillaria
subtelozentrische Autosomenpaare	4 (oder 3?)	7 (oder 6?)
	R. rattoides Nepal und Afghanistan	*R. rattus*
Schwanz	zweifarbig	einfarbig
zweitlängste Autosomen	subtelozentrisch	telozentrisch
X-Chromosom	subtelozentrisch	telozentrisch

2. Nur an 7 von 22 Schädeln wurde die Frontoparietalnaht als Winkel registriert, sonst als Bogen.

3. Das Palatinum endet bei den Nepal-Tieren ungefähr ebenso weit hinter den letzten Molaren wie bei *R. rattus,* also anders als bei *R. rattoides* in Kabul (Tab. 2).

4. Anders als in Afghanistan können die die Nasalia kaudal wenig überragenden Intermaxillar-Fortsätze zur Unterscheidung gegenüber *R. rattus* herangezogen werden. Allerdings bestehen Überschneidungen (Tab. 3).

5. Die relative Nasaliabreite hingegen bildet auch in Nepal kein deutliches Unterscheidungsmerkmal.

Weitere Kennzeichen

1. Anders als in Afghanistan ist der Bauch nur bei 2 von 24 Bälgen (Thakkola; Nr. 312: Tukche und Nr. 712: Marpha) rein weiß, sonst mindestens etwas grau. Im Durchschnitt ist die Serie aus dem Westen etwas hellbäuchiger als die aus dem Everest-Gebiet.

2. T3-Höcker am M^2 kommen etwa ebenso häufig vor wie in Afghanistan (Tab. 4).

3. Karyogramm (Abb. 5): Untersucht wurden 2 iuv. ♂ aus Thakkhola: Marpha (1973) und Jomosom (1974), beide Orte sind etwa 5 km voneinander entfernt.

Genaue Angaben über *R. rattoides* aus Nepal existierten bisher noch nicht. Der vorliegende Karyotyp weicht sowohl von dem afghanischer *R. rattoides* als auch nepalischer *R. rattus* ab (Abb. 5):

2n = 42; X vermutlich groß, subtelozentrisch, Y wahrscheinlich klein. Autosomen:

7 Paare klein, metazentrisch

4 (oder 3?) Paare subtelozentrisch, darunter die beiden größten

9 (oder 10?) Paare telozentrisch.

Die Zahl subtelozentrisch/telozentrischer Elemente ist deshalb nicht ganz klar, weil über die Gestalt beim kleinsten Paar nicht entschieden werden konnte.

2. *Rattus rattus* — Hausratte

a. Afghanistan

Unterlagen: 1 ♂ 10 km östlich Laghman; 3 ♂, 5 ♀ Behsud bei Djalalabad; 6 ♂, 1 ♀ Laghman, zum Teil lebend erhalten, teils daraus in Bonn gezüchtet. Die Laborzuchttiere wurden zur Kennzeichnung der Merkmalsvariabilität nicht herangezogen.

Verbreitung: Die Hausratte ist in Afghanistan ein orientalisches Faunenelement. Ihr Vorkommen beschränkt sich hier — mit dem von *Suncus murinus* annähernd übereinstimmend — auf die östlichsten Landesteile, nämlich das Einzugsgebiet des Kunar- und Kabulbeckens (Abb. 1). Außerdem ist mit ihrem Vorkommen in der Provinz Paktia zu rechnen, die ein ähnliches Klima hat und noch wenig besammelt wurde.

Ökologie: Der bisher höchstgelegene Fundort liegt im Dar-i-Nur bei 1200 m. Die Hausratten Afghanistans leben streng synanthrop. Im Gegensatz zum Mittelmeergebiet, wo *R. rattus* häufig Felsen und Brombeerhecken besiedelt und oft im Gestrüpp freistehende, unordentliche Nester baut, stammen alle afghanischen *R. rattus* unserer und anderer Sammlungen (Hassinger 1973; Gaisler et al. 1967) aus Häusern. Der Unterschied dürfte, da das Klima in Ost-Afghanistan eher milder als im Mittelmeerraum ist, auf eine unterschiedliche Konstitution mediterraner und afghanischer Hausratten hinweisen.

Kennzeichen

1. Die Schwänze aller Tiere sind dorsal und ventral gleich dunkel gefärbt. Allenfalls können sie an der Basis etwas aufgehellt sein.
2. Die Frontoparietalnaht verläuft stets in schwachem Bogen.
3. Die Palatinumsgrenze liegt weiter kaudal als bei *R. rattoides* aus Kabul, aber ähnlich wie bei ost-afghanischen *R. rattoides* (Abb. 3, Tab. 2).
4. Die Praemaxillarfortsätze überragen kaudal deutlich die Grenze der Nasalia, allerdings keineswegs weiter als bei *R. rattoides* in Afghanistan (Tab. 3).
5. In der relativen Nasaliabreite besteht kein wesentlicher Unterschied gegenüber *R. rattoides* in Afghanistan.

Weitere Kennzeichen

1. Das Bauchhaar aller afghanischen *R. rattus* ist zumindest an der Basis, meist auch apikal, grau. Häufig treten Flecken rein weißer Haare in Brust- und Bauchmitte auf.
2. Der Außenhöcker T3 am M^2 wurde an 14 Schädeln nur einmal deutlich und einmal schwach festgestellt, trat also wesentlich seltener in Erscheinung als bei den Kabuler *R. rattoides* (Tab. 4).
3. Das Alveolenmuster unterscheidet sich nicht wesentlich von dem, das Herold (1960) für europäische *R. rattus* angibt (Tab. 5).
4. Karyogramm (Abb. 5): Untersucht 1 ♂ Dar-i-Nur, 5 ♂, 9 ♀ Laghman. Von den letzteren stammen nur 6 unmittelbar aus dem Freiland, die übrigen wurden gezüchtet.

2n = 42; X telozentrisch, eines der längsten Elemente; Y vermutlich kleinstes Chromosom, telozentrisch. Autosomen:

7 Paare klein, metazentrisch
1 längstes, 1 mittleres Paar stets mit Sicherheit, 1 kleines vielleicht subtelozentrisch.
10 Paare sicher, vielleicht ein kleines, weiteres telozentrisch.

b. Nepal

Unterlagen: Südl. Annapurna: Batula Chaur 15 km nordwestl. Pokhara, 1000 m, 16. XII. 1965 (95). — Südl. Dhaulagiri: Myangdi Khola, Muri, 2050 und 2100 m, 27.—30. III. 1970 (125, 131).

Verbreitung und Ökologie: Die beiden Fundorte liegen im Bereich des Dhaulagiri-Annapurna-Massivs. Das Stück aus Batula stammt aus einem Haus, die beiden Tiere von Muri aus einem lichten, im Vormonsum trockenen *Rhododendron-arboreum*-Wald, wo sie tagsüber in Gesteinsspalten saßen. Auch in Nepal besiedelt *R. rattus* ganz überwiegend menschliche Siedlungen mit aufgelockerter, hainartiger Vegetation in den subtropisch-orientalisch geprägten, niedrigen südlichen Landesteilen. Damit schließt *R. rattus* in den tieferen Lagen an *R. rattoides* an, wobei sich die beiden Arten in ihrer Vertikalverbreitung allerdings zum Teil überschneiden. Die Arealverzahnungen sind aber im einzelnen nicht bekannt und Syntopie mit *R. rattoides* — sieht man von der nicht zweifelsfreien Meldung Abes (1971) ab — nicht sicher belegt. Die höchsten Angaben für Nepal-Hausratten nach Unterlagen im British Museum sind 8000 ft = 2440 m: Patibhanjyang, ein Dorf nahe einem Paß nördlich Kathmandu. Auf der Nordflanke der Himalaya-Hauptkette, die ganz paläarktisch geprägt ist, scheint *R. rattus* nicht vorzukommen.

Kennzeichen

1. Die Schwänze der drei vorliegenden Hausratten sind einfarbig.
2. Die Frontoparietalnähte bilden Bögen.
3. Wie bei *R. rattus* üblich, überragt das Palatinum kaudal die M^3-Grenze deutlich (Tab. 2: hier sind Schädel aus London mit einbezogen).
4. Die Intermaxillaria überragen deutlich die Nasalia (Tab. 3).
5. Die Nasaliabreite beträgt 33,0; 35,8; 36,2 % ihrer Länge.

Weitere Kennzeichen

1. Der Bauch ist fast weiß. Das Tier von Batula zeigt einen, bei ost-asiatischen Hausratten nicht selten auftretenden, gelben Kehlfleck.

2. T3 am M^2 in allen drei Fällen vorhanden (Tab. 4).

3. Karyogramm: Eigene Untersuchungen liegen nicht vor. Pathak (1971) und Sharma und Raman (1971) geben Befunde an 3 Tieren wieder, deren Herkunft nur mit „Nepal" angegeben wird. Abgesehen von „Extrachromosomen" zeigen sie keinen Unterschied gegenüber den afghanischen Hausratten.

Der Artstatus von R. rattoides in Zentralasien

Wie die Beschreibung ergeben hat, leben in Afghanistan zwei Gruppen von „Hausratten", die sich in mehreren Merkmalen, nämlich Schwanz- und Bauchfärbung, Grenze des Palatinums und Frontoparietalnaht, unterscheiden. Auch die Karyogramme heben sich deutlich voneinander ab. Bei ungehinderter Bastadierung hätten alle möglichen Formen zwischen 3 *(rattus)* und 7 *(rattoides)* subtelozentrischen Autosomenpaaren und Weibchen mit heteromorphen X-Chromosomen erwartet werden können. Zwar

Tabelle 7

Geographische Veränderung der Bauchfarbe bei *R. rattoides*

Herkunft	Bauchfarbe		
	rein weiß	hellgrau	deutlich grau
UdSSR	34	—	—
Afghanistan: Kabul und Norden	70	—	—
Afghanistan: Osten	8	—	—
West-Pakistan (Pandschab)	24	8	2
Kaschmir	8	4	4
Simla	2	3	5
Kumaon	—	6	—
Nepal	3	10	25
Sikkim	—	—	2

stammen die Karyogramme nicht von sympatrischen, sondern 150 km auseinanderliegenden Arealpunkten. Sympatrische *rattoides* nähern sich in manchen Schädelmerkmalen den im gleichen Gebiet lebenden *R. rattus,* und von ihnen existieren noch keine Karyogramme. Es verbleiben aber immer noch alternativ gekoppelt die unterschiedliche Schwanz- und Bauchfärbung. Aus der jeweilig innerartlichen Variation geht hervor, daß beide Farbmerkmale unabhängig vererbt werden. Es gibt in anderen Gebieten weiß- wie graubäuchige *R. rattus* mit einfarbigem Schwanz und weiß- wie graubäuchige *rattoides* mit zweifarbigem Schwanz.

In Nepal sind kaum Schädelunterschiede vorhanden. Im Karyogramm haben sich die Differenzen ebenfalls vermindert, und in der Bauchfärbung sind die Verhältnisse

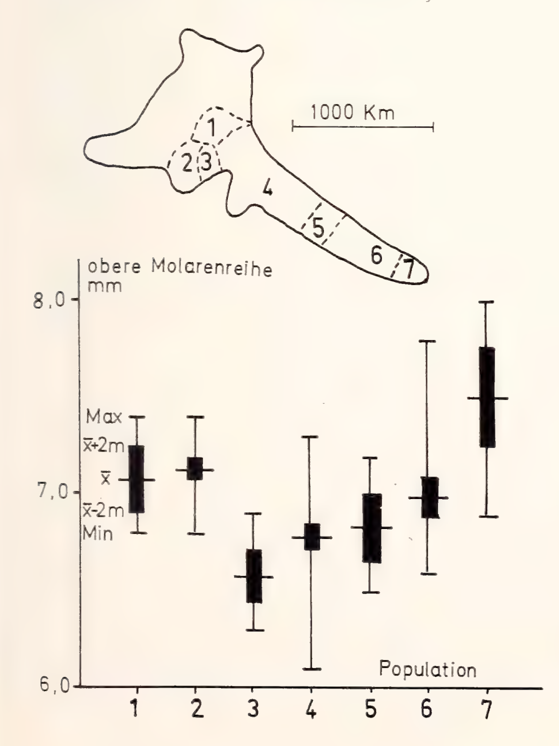


Abb. 7. Die Länge der oberen Molarenreihe bei *R. rattoides;* an der Kronenbasis gemessen, für verschiedene Populationen zusammengefaßt, wie oben in das Verbreitungsgebiet (Abb. 8) eingezeichnet. Die Nummern der Abszisse entsprechen den oben eingezeichneten Gebietsnummern. In Ordinatenrichtung sind jeweils angegeben: Mittelwert, Minimum, Maximum und Bereich des zweifachen mittleren Fehlers des Mittelwerts. Zugrunde liegende Anzahlen (n): 1—7; 2—56; 3—8; 4—59; 5—7; 6—35; 7—7

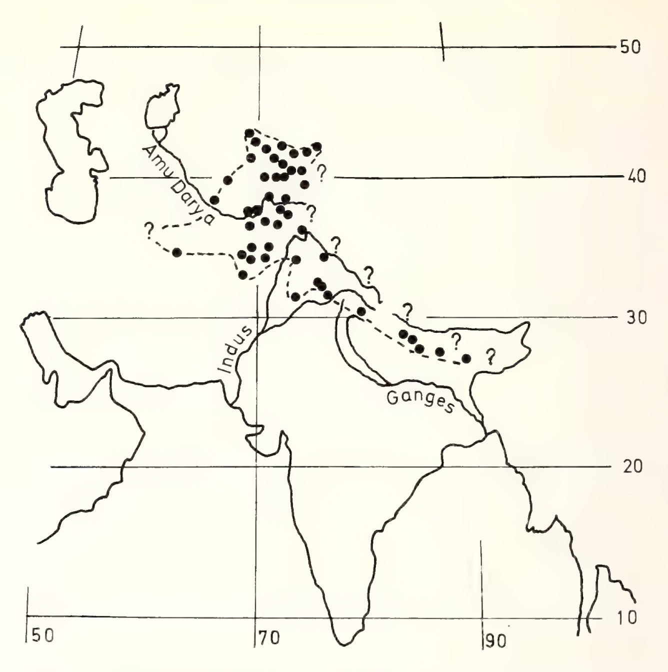


Abb. 8. Gesamtareal von *R. rattoides* westlich von Sikkim

gegenüber Afghanistan eher umgekehrt: Die vorliegenden *R. rattus* sind alle weißbäuchig, die *R. rattoides* fast alle graubäuchig. Trotzdem verbleiben Merkmalskomplexe, die für die Existenz zweier Arten sprechen.

Als nächste Frage ist zu klären, ob die bisher zu *R. rattoides* gerechneten Populationen aus Nepal und Afghanistan tatsächlich zur selben Art gehören. Tab. 6 läßt eine Reihe von Unterschieden erkennen. Bei Zugehörigkeit zur selben Art wäre nun nachzuweisen, daß sich diese Merkmale beim geographischen Übergang allmählich wandeln, bei Individuen aus dem Zwischengebiet unterschiedlich kombinieren und hier nicht sympatrisch separiert bleiben.

Die Beschreibung von *R. rattoides* aus Ost-Afghanistan zeigte, daß bereits hier die Frontoparietalnaht und die kaudale Palatinumsgrenze wie in Nepal ausgebildet ist, und die Lage der Nasaliagrenze (Tab. 3) intermediär ist. Die Bauchfärbung entspricht noch völlig der der westlicheren Population. Wie Tab. 7 ergibt, wandelt sich die Bauchfärbung von Afghanistan nach Nepal gleitend.

Über den gleichen Bereich wurde die Molarenreihenlänge verfolgt, die eine wieder andere Kurve (Abb. 7) ergibt: Von Kabul nimmt die Zahnreihenlänge nach Ost-Afghanistan sprunghaft ab, steigt aber dann bis Nepal allmählich auf ähnliche Werte wie in Zentral-Afghanistan an (vgl. auch Tab. 8).

Dringend erwünscht sind Karyotypuntersuchungen aus dem Zwischengebiet. Solange sie fehlen, kann man über die Vereinbarkeit der Karyotypen aus Zentral-Afghanistan und Nepal nur spekulieren. Der Unterschied könnte noch im Rahmen einer innerartlichen Variabilität liegen, wie sie ähnlich auch bei *rattus* beobachtet wurde, bei dem 3 Autosomenpaare entweder telozentrisch oder subtelozentrisch vorliegen können. Die verbleibenden Gemeinsamkeiten im Karyogramm sprechen zumindest für engere Beziehungen zwischen den Populationen aus Nepal und Afghanistan.

Wir möchten deshalb annehmen, daß trotz gewichtiger Unterschiede *R. rattoides* in der von ELLERMAN gegebenen Abgrenzung von Tadschikistan bis Sikkim verbreitet ist (Abb. 8). Die Populationen von Süd-Rußland bis ins zentrale Afghanistan sind sehr ähnlich und müßten als eine, die aus Nepal als eine weitere Subspezies angesehen weren. Ferner weichen die ost-afghanischen *R. rattoides* von beiden ab und repräsentieren sicherlich eine dritte Unterart. Wir möchten die drei Formen wie folgt definieren:

a. UdSSR und Afghanistan mit Ausnahme des Ostens

Fell ventral stets weiß; Palatinum ungefähr in Höhe des M^3 abschließend, aber Molarenreihen relativ lang (6,8–7,4 mm); 6 Paare größerer, subtelozentrischer Autosomen.

b. Ost-Afghanistan, Pandschab

Fell ventral bei über 90 % der Tiere rein weiß, Palatinum etwa 1 mm hinter den M^3 abschließend; Molarenreihen kurz (6,1–7,0 mm).

c. Nepal

Fell ventral bei weniger als 10 % aller Tiere rein weiß; Palatinum bei adulten Tieren etwa 1 mm hinter den M^3 abschließend; Molarenreihen ähnlich lang wie in Afghanistan; 6 Paare größerer, subtelozentrischer Autosomen.

Nomenklatorische Festlegung haben wir bisher absichtlich vermieden, da die gängige Namengebung nach SCHLITTER und THONGLONGYA (1971) angeblich gegen die Nomenklaturregeln verstößt: Durch *Mus rattoides* Pictet und Pictet, 1844 sei *R. rattoides* (Hodgson, 1845) präokkupiert. Der ältere Name bezieht sich auf eine aus Bahia, Brasilien, beschriebene Ratte, vermutlich eine dorthin eingeschleppte Hausratte *(R. rattus)*. Der Name ist nie in Gebrauch gekommen und erst neuerdings gedeutet worden. Er muß als Nomen oblitum gelten und ist im Sinne der Regeln nicht verfügbar (Art. 54,1). Als gravierender sehen wir an — wollte man *rattoides* Hodgson, 1845 als präokkupiert verwerfen —, daß man mit solchem Vorgehen gegen den Sinn der Nomenklaturregeln handeln würde. Artikel 23 in der Neufassung vom 1. I. 1973 bestimmt, daß die Stabilität der Namengebung Vorrang habe (KRAUS 1973). Da sich die Bindung des Namens *rattoides* Hodgson an die Nepalratte seit langem fest eingebürgert hat, würde seine Unterdrückung zu unnötiger Verwirrung führen. Wir schließen uns deshalb SCHLITTER und THONGLONGYA nicht an.

Der nächste verfügbare Name im betrachteten Raum ist *Rattus turkestanicus* (Satunin, 1903); Locus typicus Assam-bob, Ferghana, Usbekistan; im Gebiet der Form 1. Demnach wäre der Unterartname für Süd-Rußland und den größten Teil Afghanistans *turkestanicus*.

Schwieriger ist die Benennung der Formen 2 und 3. Kann der Name *rattoides* beibehalten werden, wäre er zugleich Unterartname der Gruppe 3.

Aus dem Gebiet dazwischen wurden folgende zwei Subspezies beschrieben:

a. *Mus vicerex* Bonhote, 1903; Locus typicus Simla, Himachal Pradesh, Indien.

b. *Epimys shigarus* Miller, 1913; Locus typicus Shigar, Baltistan, Kaschmir.

Beide Namen beziehen sich auf Gebiete zwischen 2 und 3, in Bauchfärbung und Molarenreihenlänge intermediäre Populationen. Deshalb erscheint es unzweckmäßig, für 2 einen der beiden Namen anzuwenden. Genauso voreilig wäre es aber, einen neuen Namen zu schaffen, bevor Karyogramme von topotypischem Material vorliegen. Wir möchten daher, um spätere Komplikationen zu vermeiden, bis zu einer

Tabelle 8

Maße von *Rattus rattoides*

Ausgewählt wurden Beispiele mit möglichst vollständigem Datensatz sowie vorwiegend adulte Tiere. K+R = Kopfrumpflänge; Schw = Schwanzlänge; HF = Hinterfußlänge; Ohr = Ohrlänge; ONL = Occipitonasallänge; Cbl. = Condylobasallänge; Gew = Gewicht; Iob = Interorbitalbreite; OZR = Länge der oberen Molarenreihe, an den Kronenbasen gemessen; Dia = Diastema oben; Nas = Nasale; L = Länge; B = Breite; Bull = Bullalänge; Abn = Molarenabnutzung

Nr.	sex	K+R	Schw	HF	Ohr	Gew	ONL	Cbl	Iob	OZR	Dia	Nas L	Nas Br	Bull	Abn
							Kabul/Afghanistan								
A 172	♂	160	162	33	21	96	40,0	37,0	5,7	6,9	10,8	15,0	4,5	6,8	deutlich
A 428	♀	145	147	30	20	—	38,6	36,2	5,4	7,1	9,9	13,8	4,3	6,4	wenig
A 429	♂	190	175	33	23	189	44,8	42,2	6,2	7,3	12,2	17,0	5,0	7,2	deutlich
A 430	♀	180	160	30	20	49	39,0	36,2	5,5	7,2	10,4	13,5	4,2	6,3	wenig
A 516	♂	160	170	35	25	128	40,9	39,0	5,8	7,2	10,9	14,8	4,5	6,7	mäßig
A 519	♂	160	160	35	20	110	39,5	37,5	5,7	7,0	10,8	14,2	4,5	6,6	deutlich
A 520	♀	160	120	30	20	101	39,8	37,5	5,7	7,3	10,5	15,1	4,4	6,7	mäßig
A 641	♂	160	150	30	—	130	42,0	39,8	5,8	7,3	11,3	15,3	4,4	6,8	deutlich
A 864	♀	135	—	35	23	96	40,7	38,4	5,8	7,1	10,4	15,9	4,4	6,8	mäßig
A 878	♂	140	150	30	25	86	37,2	35,6	5,5	7,1	9,3	13,2	4,4	6,4	wenig
							Nuristan/Afghanistan								
A 500	♂	175	180	34	22	95	40,5	36,9	5,5	6,9	10,4	14,4	4,4	7,1	mäßig
A 1441	♀	150	165	29	21	58	38,0	36,3	5,8	6,3	9,9	14,3	4,5	6,8	mäßig
A 1442	♂	130	150	29	21	58	35,8	33,2	5,4	6,6	8,9	13,2	4,1	6,5	mäßig
A 1453	♂	165	170	32	24	115	42,2	40,0	5,6	6,7	10,8	16,7	4,6	7,7	stark
A 1454	♂	128	158	30	21	64	35,9	33,0	—	6,5	8,9	12,8	4,0	7,0	mäßig
							Nepal (14—312: Dhaulagiri, 368—415: Mt. Everest/Khumbu)								
14	♀	132	153	31	22	114	38,3	35,5	5,5	6,8	9,5	13,6	4,3	6,6	mäßig
146	♂	171	—	33	25	124	42,0	39,4	5,8	6,7	11,2	16,4	4,7	6,8	deutlich
147	♀	155	183	32	25	110	40,3	38,2	6,2	6,8	10,6	14,0	4,8	7,1	mäßig
280	♂	149	167	31	23	85	36,9	34,3	6,0	6,7	9,6	13,4	4,4	6,5	wenig
312	?	168	193	32	23	142	42,0	40,1	5,7	7,2	11,0	15,7	5,0	7,2	deutlich
368	♂	160	173	31	23	110	40,0	37,6	6,5	6,7	10,9	14,8	5,1	6,2	deutlich
415	♂	150	175	31	22	92	38,2	36,0	6,6	7,0	10,1	14,2	4,8	6,6	deutlich

endgültigen Regelung den folgenden, provisorischen Nomenklaturvorschlag befürworten:
Art: *Rattus rattoides* (Hodgson, 1845)
Unterarten: 1: *Rattus rattoides turkestanicus* (Satunin, 1903)
2: *Rattus rattoides vicerex* (Bonhote, 1903)
3: *Rattus rattoides rattoides* (Hodgson, 1845)
(Die Nummern beziehen sich auf die drei zuvor definierten Formen).
Synonyme: Zu 2: *R. rattoides shigarus* (Miller, 1913)
Zu 3: *R. rattus khumbuensis* Biswas und Khajuria, 1955
Die Zugehörigkeit östlicherer Formen, die Ellerman und Morrison-Scott zu *rattoides* rechnen, bleibt zu klären. *R. losea,* 1870 von Formosa beschrieben, hätte Priorität vor *turkestanicus* und wäre anzuwenden, falls diese Form ebenfalls zu *rattoides* gehört und *rattoides* Pictet und Pictet nicht unterdrückt würde. Markvong et al. (1973) haben in Thailand das Karyogramm einer kleinen, dunklen, kurzschwänzigen Ratte mit nicht zweifarbigem Schwanz publiziert, das dem von *R. rattus* weitgehend entspricht, und nennen diese Form *R. losea.* Ist diese Zuordnung richtig, so gehört *losea* sicherlich nicht zu *rattoides.*

Unterart-Status der *R. rattus* aus Nepal und Afghanistan

Alle graubäuchigen Ratten Indiens wurden unter dem Namen *R. r. rufescens* zusammengefaßt. Graubäuchige Hausratten aus West-Pakistan (Belutschistan und Sind) nennt Ellerman (1961) *R. r. alexandrinus.* In den Maßen sollen beide annähernd übereinstimmen, *rufescens* soll aber dorsal rötlicher sein als *alexandrinus.* Loci typici der beiden Formen sind: Alexandria, Ägypten, für *alexandrinus* und Dharwar, Indien, für *rufescens.* Beide Orte liegen im Gebiet von Hausratten mit 2n = 38 Chromosomen, die untereinander enger verwandt sein müssen als eine von ihnen mit irgendeiner *rattus*-Form, die 42 Chromosomen besitzt (Niethammer 1975, im Druck). Also darf von diesen beiden Namen keiner in Afghanistan verwendet werden, der Name *alexandrinus* in West-Pakistan auch nur dort, wo feststeht, daß 38 Chromosomen vorliegen. Der nächste, auf graubäuchige Hausratten fixierte Name ist *brunneus* Hodgson 1845 aus Nepal. Diese Nepalratten besitzen aber deutlich längere Molarenreihen, wie außer den wenigen eigenen Meßwerten auch die Daten bei Ellerman (1961) und Abe (1971) zeigen (Tab. 9).

Schon aus diesem Grunde kann der Name der Nepalratten nicht ohne weiteres auf Afghanistan ausgedehnt werden. Ferner stimmen bei Abe wie Ellerman jeweils die weißbäuchigen und graubäuchigen Serien aus Nepal in den Zahnmaßen ebenso

Tabelle 9

Längen der oberen Molaren-Reihen (in mm) bei graubäuchigen *Rattus rattus* aus Afghanistan bzw. Westpakistan sowie weiß- und graubäuchigen Individuen aus Nepal nach eigenen Messungen sowie Ellerman (1962) und Abe (1971)

	Afghanistan (Westpakistan)			Nepal weißbäuchig			Nepal graubäuchig		
	n	Variation	x̄	n	Variation	x̄	n	Variation	x̄
eigene Maße	15	6,0—7,0	6,7	3	6,7—7,6	7,2	—	—	—
Abe	—	—	—	10	7,2—8,2	7,8	7	7,4—8,0	7,7
Ellerman	10	5,7—6,5	6,2	8	6,3—7,5	7,0	7	6,6—7,6	7,1

Tabelle 10

Maße von *Rattus rattus povolnyi* nov. subspec. aus Ost-Afghanistan (Laghman, Dar-i-Nur, Djalalabad)

K + R = Kopfrumpflänge; Schw = Schwanzlänge; HF = Hinterfußlänge (ohne Krallen); Ohr = Ohrlänge; Gew = Gewicht (in g); Cbl = Condylobasallänge; ONL = Occipitonasallänge; Dia = Diastemalänge; Iob = Interorbitalbreite; OZR = Länge der oberen Molarenreihe, an den Kronenbasen gemessen; Abn = Abnutzungsgrad der Molaren. Alle Maße in mm

Nr.	sex	K+R	Schw	HF	Ohr	Gew	Cbl	ONL	Dia	Iob	OZR	Abn
A 1223	♀	177	191	32,5	23	135	36,7	40,0	10,9	6,2	7,0	etwas
A 1225	♀	162	200	31	20	115	35,7	39,4	10,5	6,4	6,9	kaum
A 1229	♀	158	194	31	19	115	—	—	8,8	6,1	6,5	kaum
A 1230	♂	160	188	30	20	117	35,5	38,6	10,3	6,0	7,0	kaum
A 1531	♂	170	160	33	22	120	38,3	40,8	10,4	6,3	6,7	deutlich
A 1534	♂	160	185	32,5	23	110	37,5	39,6	10,7	6,1	6,4	deutlich
A 1584	♂	150	175	31	19	88	37,3	39,4	10,0	6,0	6,5	deutlich
A 1585	♂	160	200	30	23	80	38,1	39,8	10,3	6,1	6,8	deutlich
A 1586	♂	170	196	33,5	24	88	—	—	10,7	6,2	6,9	stark
A 1587	♂	170	195	31,5	24	100	39,1	40,4	10,4	6,2	6,9	stark

gut überein wie in den hier nicht wiedergegebenen relativen und absoluten Schwanzlängen. Beide Merkmale sind bei *R. rattus* geographisch variabel. Ihre Übereinstimmung in Nepal wie auch das Fehlen sonstiger Unterschiede sprechen für freie Bastardierung der beiden Farbtypen in Nepal. Eine ökologische Trennung ist ebenfalls nicht belegt, so daß keinerlei Anlaß besteht, die beiden Farbtypen mit verschiedenen Unterartnamen zu belegen. Beide repräsentieren zur selben Population gehörige Farbvarianten. Sie müssen daher einheitlich als *Rattus rattus brunneus* (Hodgson, 1845) bezeichnet werden. *R. r. brunneusculus* (Hodgson, 1845), eine Seite später beschrieben, ist ein Synonym von *brunneus*. Damit unterscheidet sich die Nepal-Hausratte von der afghanischen Form durch einen hohen Anteil weißbäuchiger Tiere. Da ein Name für die Afghanistan-Form nicht zur Verfügung steht, möchten wir diese Unterart neu beschreiben:

Rattus rattus povolnyi[2]
subspec. nov.

Typus: Nr. A 1230, Tab. 10, in der Sammlung des Museums A. Koenig, Bonn.
Paratypen: Die übrigen Nr. in Tab. 10 der Coll. J. Niethammer.
Locus typicus: Dar-i-Nur bei Djalalabad, Ost-Afghanistan, 1200 m NN; in Häusern gefangen.

Diagnose: Obere Molaren-

[2] Zu Ehren von Herrn Prof. Dr. Dalibor Povolný, der, obwohl Entomologe, das sympatrische Vorkommen von *R. rattoides* mit *R. r. povolnyi* in der Ebene von Djalalabad entdeckt und hier auch als erster eine größere Serie von *R. rattus* gesammelt hat.

reihe (an der Kronenbasis gemessen) kürzer als bei *R. r. brunneus* in Nepal (s. Tab. 9). Bauch stets grau.

Karyotyp: 2n = 42 Chromosomen; das längste und das etwa neuntlängste Autosomenpaar immer subtelozentrisch.

R. r. brunneus aus Nepal stimmt vermutlich im Karyotyp überein, hat aber außer längeren Molarenreihen auch zum Teil weiße Bauchfarbe. *R. r. rufescens* und *R. r. alexandrinus* haben 2n = 38 Chromosomen (Yosida et al. 1974; Capanna 1974).

Beschreibung: s. Kapitel über *R. rattus* in Afghanistan. Maße in Tab. 10.

Verbreitung: Ost-Afghanistan (s. Abb. 1) und wahrscheinlich ein Teil West-Pakistans. Die Grenze gegenüber *R. r. brunneus* am Himalayarand ist noch festzulegen. In Karatschi wurden Hausratten mit 39 Chromosomen gefunden, die also nicht mehr hierher gehören.

3. *Rattus nitidus*

Nach Ellerman ist *Rattus nitidus* westwärts am Himalaya-Südrand bis Kumaon verbreitet. Äußerlich wirkt diese Ratte wie eine graubäuchige Form von *R. rattus,* unterscheidet sich aber durch längere Nasalia, die meist über 40 % der Occipitonasallänge betragen. Nach Abe, der allerdings nur ein Exemplar aus Nepal untersucht hat, sind die Nasalia auch schmäler als bei *R. rattus* und *R. rattoides.* Die Bullae wirken etwas kleiner als bei *R. rattus,* das Fell weich und dicht, der Schwanz ist wenig länger als Kopf und Rumpf. Rücken dunkelbraun, Füße gelblich oder weißlich, Schwanz gewöhnlich ganz dunkel, Bauch silbrig oder braungrau.

Diese im wesentlichen Ellerman entnommene Beschreibung enthält wenige faßbare Merkmale. Die Abgrenzung gegen *rattoides* scheint nach der relativen Nasalialänge und -breite sowie der Schwanzfärbung, die gegen *rattus* nach den Nasalia möglich. Die Durchsicht von Schädeln im British Museum in London ergab, daß vermutlich einige fehlbestimmt waren und *R. rattoides* repräsentierten. Von 5 ursprünglich bei *R. nitidus* eingeordneten Schädeln von Kathmandu stammt einer, von Scully gesammelt, von einem ganz jungen Tier und ist so defekt, daß die Nasalia nicht gemessen werden können. Ein weiteres, von Scully gesammeltes Jungtier, zeigt eine relative Nasalialänge von nur 31,4 %. Bei drei weiteren, leg. Blanford, sind diese Werte 33,8; 36,9 und etwa 36 % (im letzten Fall war nur die Condylobasallänge meßbar die Occipitonasallänge habe ich [J. N.] danach geschätzt). Ein Schädel von Ramche (Trisuli-Tal) und einer von Nagarcot (Kathmandu-Tal) zeigten je 36,6 % Nasalialänge. Beim Ramche-Schädel war die Artbestimmung *nitidus* mit einem „?“ versehen. Ellerman publizierte Maße von nur 3 Schädeln, von denen einer von Kathmandu als „not typical“ bezeichnet ist. Unter seinen für Nepal aufgeführten Fundorten fehlt Kathmandu.

Obwohl *R. nitidus* aus Nepal beschrieben wurde, sind sichere Angehörige der Art hier also selten. Aus unserem Material wäre bei zwei Individuen mit einer Zugehörigkeit zu *R. nitidus* zu rechnen: einem halbwüchsigen und einem jungen Tier, beide aus tieferen Lagen des weiteren Everest-Gebietes (Tab. 11).

Beide Ratten fallen durch den allenfalls undeutlich zweifarbigen Schwanz, den dunklen Rücken, den silber- bzw. gelbgrauen Bauch, die oberseits weißlichen Hinterfüße auf. Bei Schädel 99 ist die Nasalialänge 40,2 % der ONL, die Breite gering. Die Nasalia überragen kaudal die Intermaxillaria-Grenze um etwa 0,4 mm. Die Bullae sind verhältnismäßig klein. Die Frontoparietalnaht ist fast gerade. Zu Nr. 329 fehlt der Schädel leider.

Die Merkmale sind mit einer Zugehörigkeit zu *R. nitidus* vereinbar. Zweifeln läßt die Ähnlichkeit mit 6 weiteren, in höheren Lagen gesammelten Tieren, die wir wegen der nicht sehr auffällig zweifarbigen Schwänze und der relativ kurzen Nasalia

Tabelle 11

Maße von *Rattus* aus dem Everest-Gebiet; davon Nr. 99 und 329 möglicherweise, die übrigen sicher *R. rattoides*

Abkürzungen wie Tab. 10. — Nas = Nasalia; L = Länge; Br = Breite; Bull = Bulla-Durchmesser

Nr.	Ort	Datum	sex	K+R	Schw	HF	Ohr	Gew	ONL	Nas L	Nas Br	Bull
99	Jiri, 1900 m	15. 1. 70	♀	116	123	31	21	—	36,1	14,5	3,8	3,9
329	Kharikola/ Khumbu, 2500 m	14. 9. 70	♀	128	122	29	19	50	—	—	—	—
330	Khumjung/ Khumbu, 3800 m	18. 9. 70	♀	155	182	31	22	110	39,5	13,6	5,0	6,5
331	Khumjung/ Khumbu, 3800 m	18. 9. 70	♀	119	128	26	20	42	31,7	10,9	4,3	6,0
368	Khumjung/ Khumbu, 3800 m	4. 10. 70	♂	160	173	31	23	110	40,0	14,8	5,1	6,2

(34,4–38,9 % der ONL) als *R. rattoides* betrachten. Wir können nicht ausschließen, daß die beiden fraglichen Tiere nur Extremformen von *R. rattoides* sind.

Eine Präzisierung der morphologischen Unterschiede zwischen *R. nitidus* und *R. rattoides* wie auch *R. rattus* erscheint notwendig. Kleine Unterschiede im Karyogramm gegenüber *R. rattus* und auffälliger gegenüber *R. rattoides* bestehen nach Markvong et al. (1973) bei den 6 von ihnen untersuchten Tieren aus Chiangmai in Thailand. Sie sprechen dafür, daß *R. nitidus* tatsächlich eine eigene Art darstellt.

Maxomys

Die von Ellerman (1961) noch bei *Rattus* untergebrachte Artengruppe möchte Misonne vor allem aufgrund der Molarenmorphologie dort herauslösen und als eigenes Genus betrachten. Die Gruppe besitzt ein zusammenhängendes Areal in Südostasien, das einen westlichen Ausläufer am Südrand des Himalaya entlang bis in den Pandschab entsendet. Auch die bisher publizierten Karyogramme (Markvong et al.) sprechen für eine gewisse Eigenständigkeit. Nach Nepal haben zwei Untereinheiten Arten entsandt: eine durch weißen Bauch und 8 Zitzen charakterisierte Untergruppe, zu der die Arten *M. niviventer*, *M. fulvescens*, *M. huang* und *M. cremoriventer* zählen, und graubäuchige Ratten mit nur 6 Zitzen, die Arten *M. eha* und *M. brahma*. Der Artenbestand der Gruppe ist zur Zeit recht unklar (Musser 1970; Markvong et al. 1973). Um so notwendiger sind Teilrevisionen. Nepal ist wichtig, weil dort zwei Typusfundorte liegen: von *M. niviventer* und *M. fulvescens*.

1. *Maxomys niviventer*

Unterlagen: Nepal: Südl. Annapurna: Paß von Gorapani, 2750 m, 15. XII. 1969 (Nr. 90, 91). — Thakkhola: Chadziou-

Khola-Tal, 2650 m, 23.—31. X. 1969 (18, 19, 25, 27, 28, 34); Lethe, 2500 m, 3. XII. 1969 (67), Thaksang über Tukche, 3150 m, 3. VII. 1973 (682). — Südl. Dhaulagiri: Dhorpatan, 3000 m, 12. V. 1973 (512); Bobang südl. Dhorpatan, 2500 m, 25. IV.—1. V. 1970 (195, 196, 198—200, 209); Myangdi Khola, Muri, 2300 m, 1.—2. IV. 1970 (136–141). — Mahabarat-Gebirge, Daman, 2500 m, 24. II. 1970 (112). — Kathmandu-Tal: Godawari, 1600 m, 1. II. 1970 (105); Berg Phulchoki, 2700 m, 29. I. 1970 (103).

Diese dorsal rotbraunen, ventral rein weißen, langschwänzigen Ratten gehören ohne Zweifel in die *niviventer*-Gruppe im Sinne ELLERMANS (1961). Er nennt für Nepal zwei Arten, *M. niviventer* und *M. fulvescens,* die sich laut Beschreibung nur in der relativen Schwanzlänge und — unklarer — in der Rückenfärbung unterscheiden:

Schwanzlänge im Durchschnitt deutlich unter 140 % der Kopfrumpflänge, wenn auch gewöhnlich länger, manchmal beträchtlich länger: *M. niviventer.*

Schwanzlänge etwa 140 % der Kopfrumpflänge oder bei der Mehrzahl der Tiere darüber: *M. fulvescens.*

Bei *niviventer* ist der Rücken gewöhnlich „cold grey", bei *fulvescens* braun bis grau, manchmal fast rötlichbraun. Aber „although in a sense *R. fulvescens* strikes one as being a brown species and *R. niviventer* a grey species, no line of colour can be drawn between the two."

Die vorliegenden Bälge sind mit einer Ausnahme auf dem Rücken überwiegend rötlichbraun, die Jungtiere etwas grauer. Nur Nr. 103 weicht durch „cold grey", die für *niviventer* typische Farbe, ab. In der relativen Schwanzlänge entspricht das Tier zwar der ELLERMAN'schen Beschreibung für *niviventer,* liegt aber auch innerhalb der Streuung der übrigen, zunächst als *fulvescens* angesprochenen Tiere (Abb. 9, Tab. 12). Keinerlei sonstige Abweichung konnte bei Nr. 103 an Balg oder Schädel gefunden werden. So fallen zwei altersunabhängige Merkmale, die Schwanzringzahl und die Länge der oberen Molarenreihe, mitten in die Verteilung der übrigen weißbäuchigen *Maxomys* (Tab. 12). Wahrscheinlich ist dieses eine Tier eine bloße Farbmutante innerhalb der durch die übrigen Bälge vertretenen Art. Ein ähnlich graues, älteres Tier vom gleichen Fundort wurde, da der Schädel zerstört war, nicht gebalgt.

Die Suche nach weiteren Merkmalen in der Literatur verlief negativ. Sie festigte im Gegenteil den Verdacht, in Nepal existiere nur eine Art, auf die sich beide Namen beziehen. So lassen sich die von ELLERMAN für *niviventer* und *fulvescens* hier angegebenen Schwanzlängen zwanglos in der Verteilung der vorliegenden, einheitlichen Serie unterbringen (Abb. 9). Bei Tieren aus dem Pandschab ist sich ELLERMAN selbst nicht schlüssig, ob er sie bei *fulvescens* oder bei *niviventer* einordnen soll. Auch ABE findet in seinem hierher gehörigen Material nur eine Art repräsentiert.

Die Einheitlichkeit unseres Nepal-Materials wird durch die annähernd normalen Verteilungen der in Tab. 12 angegebenen Merkmale, von denen zumindest Schwanzringzahl und Molarenreihenlänge altersunabhängig sind, belegt.

Wir glauben daher, daß in Nepal tatsächlich nur eine einzige Art der *niviventer*-Gruppe existiert, die aus Prioritätsgründen *M. niviventer* (Hodgson, 1836) heißen müßte. *M. fulvescens* (Gray, 1874) wäre dann ein jüngeres Synonym.

Das Typenmaterial im British Museum widerspricht dem nicht; seine Merkmale lassen sich mit den hier ausgebreiteten Fakten in Einklang bringen, zumal uns topotypische Tiere (Kathmandu-Tal) zur Verfügung stehen. Der Holotypus von *niviventer* (Residency House, Kathmandu) ist oberseits „grau-braun" und deutlich gegen die „rötlich-braune" Färbung des Lectotypus und des Lectoparatypus von *fulvescens* (beide „Nepal") abgesetzt. Die Schwänze dieser Individuen sind offensichtlich verletzt. Die Kopf-Rumpf/Schwanz-Proportion läßt sich somit nicht mehr verläßlich feststellen.[3]

[3] Mr. I. R. BISHOP danken wir für freundliche Überprüfung und Mitteilung.

Tabelle 12

Verteilung von Schwanzringzahl, relativer Schwanzlänge und Länge der oberen Molarenreihe (an der Kronenbasis gemessen) bei weißbäuchigen *Maxomy* aus Nepal; einbezogen sind 23 oberseits rotbraune und 1 oberseits graues Individuum

	Schwanzringzahl									Schwanzlänge: Kopfrumpflänge (%)							Länge der oberen Molarenreihe						
	210-219	220	230	240	250	260	270	280	290	100-109	110	120	130	140	150	160	5,3	5,4	5,5	5,6	5,7	5,8	5,9 mm
rotbraun	1	1	1	3	7	5	2	2	1	2	—	3	6	7	2	3	3	2	4	5	4	4	2
grau	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—

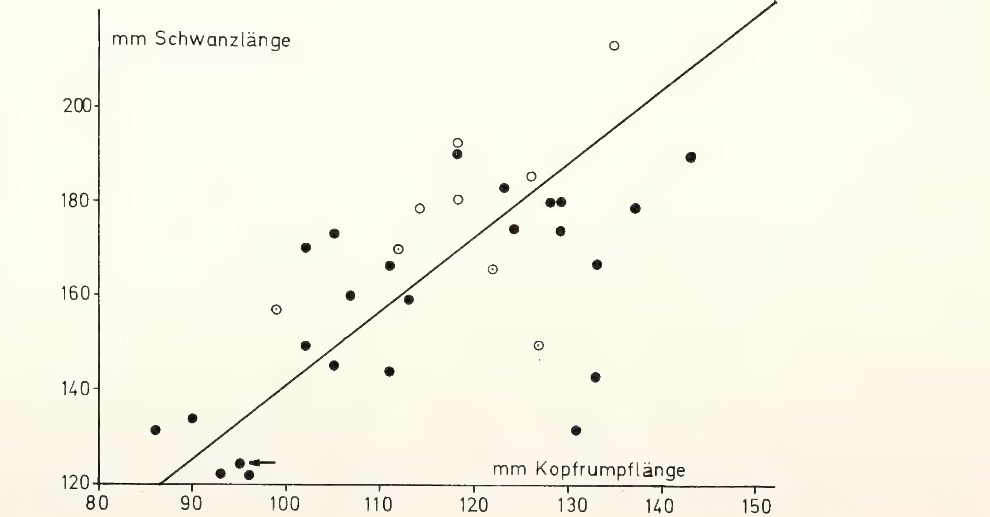


Abb. 9. Schwanzlänge (Ordinate) und Kopfrumpflänge (Abszisse) von *Maxomys niviventer* aus Nepal. Schwarze Kreise: Tiere der Coll. MARTENS. Der Pfeil weist auf das farblich abweichende Stück Nr. 103. Weiße Kreise: bei ELLERMAN (1961) publizierte Werte. Die durch einen Punkt markierten Tiere wurden als *M. niviventer,* die übrigen als *M. fulvescens* deklariert. Die Gerade verbindet alle Punkte, für die die Schwanzlänge 140% der Kopfrumpflänge beträgt, als bei ELLERMAN angegebener Grenze zwischen *M. fulvescens* und *M. niviventer*

Auch in Thailand haben sich *niviventer* und *fulvescens* im Sinne von ELLERMAN als synonym herausgestellt, wie uns J. T. MARSHALL freundlicherweise mitgeteilt hat.

Es ist dennoch vorstellbar, daß außerhalb Nepals zu Recht mehrere Arten innerhalb der *niviventer*-Gruppe unterschieden werden. Hinweise geben auch Karyogramm-Unterschiede, wie sie MARKVONG et al. in Thailand fanden. Allerdings ist auch hier der Name *fulvescens* nicht mehr verfügbar. Überprüft werden müssen auch die sonstigen, bisher zu *niviventer* gerechneten Populationen außerhalb Nepals. So sind die *M. niviventer* aus Fukien/China im Museum Koenig/Bonn (von LEHMANN 1955) kurzschwänziger, auf dem Rücken etwas grauer und im Durchschnitt ein wenig größer in der Schädellänge (Molarenreihe aber gleich) als die Nepal-Tiere. Im Gegensatz zu diesen besaßen 30 % der Fukien-Tiere abgeplattete Stacheln. Bezüglich eines Kehlflecks zeigten beide Serien ähnliche Variation: Meist ist die Kehle rein weiß, öfter tritt ein Fleck aus Haaren mit grauer Basis und weißer Spitze auf, gelegentlich ist bei diesen Haaren auch die Spitze gelb bis orangebraun gefärbt (Tab. 13).

Tabelle 13

Kehlfärbung bei *Maxomys niviventer* aus Nepal und Fukien

	Kehlbehaarung		
	rein weiß	Basen grau Spitzen weiß	Basen grau Spitzen orange
Nepal	10	12	4
Fukien/China	45	9	13

Der Schwanz ist meist deutlich zweifarbig. Bei 2 von 26 Tieren ist er aber einheitlich dunkel, wie das als typisch für *M. cremoriventer* angegeben wird, in etwa 7 weiteren Fällen nur schwach zweifarbig. Auf diese Variation hat schon ELLERMAN hingewiesen.

Verbreitung (Abb. 10): Da alle überprüfbaren Belege aus den westlichen und zentralen Teilen stammen, ist *niviventer* in Nepal möglicherweise nicht kontinuierlich verbreitet. Sie fehlen ganz aus dem äußersten Westen, der bisher so gut wie nicht besammelt wurde, und auffallenderweise östlich des Kathmandu-Tales. Dort, im weiteren Everest-Gebiet, haben zwar GRUBER (1969) und J. M. in Höhenlagen gesammelt, aus denen *niviventer* in Zentral- und West-Nepal bekannt ist, doch wurde er dort nie gefangen. Da er aber weiter östlich in Sikkim und im Darjeeling-Gebiet vorkommt, läßt sich diese Verbreitungslücke möglicherweise noch schließen, vielleicht in Höhen um 2000 m, die noch nicht genau untersucht wurden.[4]

Ökologie: M. niviventer ist auf der Süd-Flanke des Himalayas und seinen Vorbergen (Mahabarat-Gebirge) auf die Stufe der subtropischen Wälder beschränkt, nämlich den warmgemäßigten immergrünen Bergwald (1000—2400 m) und den immergrünen Höhen- und Nebelwald (2400—3100 m). In diesen je nach Höhenlage unterschiedlich zusammengesetzten Formationen lebt er vorwiegend in besonders feuchten, unterholzreichen Partien, vor allem an Bächen und Rinnsalen. Trockene, lichtdurchflutete Wälder, z. B. *Rhododendron-arboreum*-Wald bei Muri (2100 m), werden gemieden, feuchter *Quercus*-Mischwald, nur 200 m höher, dagegen in individuenreicher Population besiedelt.

[4] JOE T. MARSHALL, San Francisco, teilt uns mit, daß die MCNEELY-Yeti-Expedition im Arun-Tal, also östlich des Everest-Massivs (östl. der *eha*-Punkte 9—13 in Abb. 10), *niviventer* und *eha* gefangen habe. Sie leben auch dort wie in Zentral-Nepal vertikal getrennt.

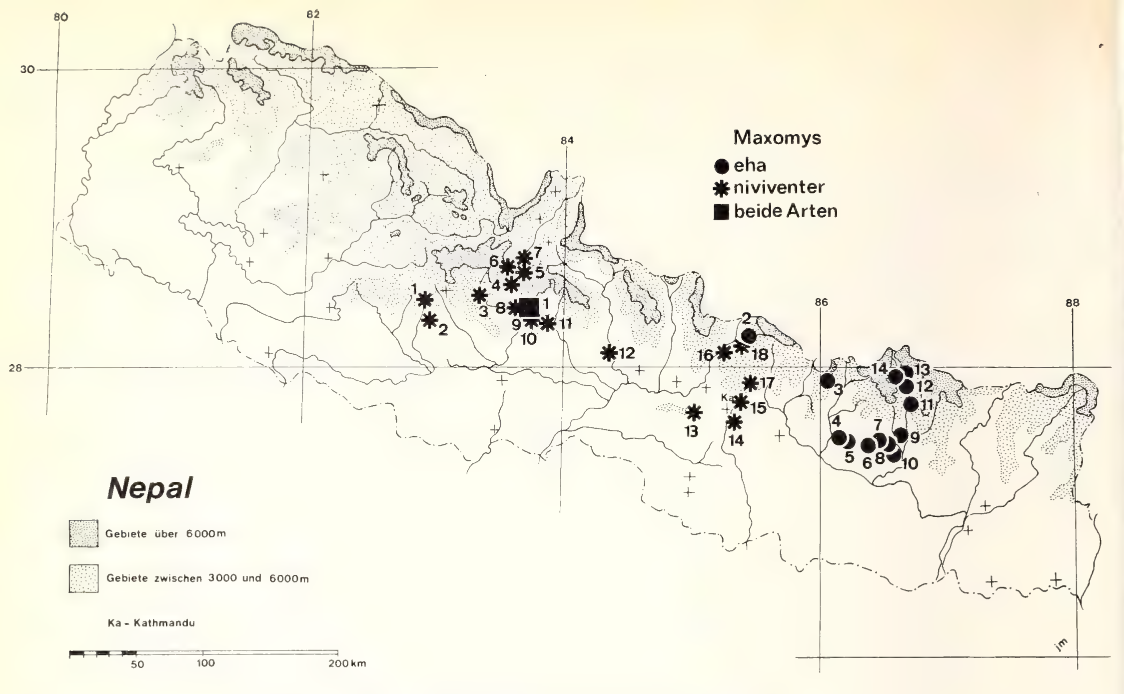


Abb. 10. Verbreitung von *Maxomys* in Nepal

Maxomys eha: ● ■

Nr.	Ort	Sammler/Zitat	Beleg
1	Paß von Gorapani, 2730 m	Abe	1 Balg/Schädel
2	Syng Gompa, 3200 m	Abe	6 Bälge/Schädel
3	Bigu, 3250 m	Gruber in Weigel	3 Bälge/Schädel
4	Chordung/Jiri, 2900 m	Martens	5 Bälge/Schädel
5	Thodung, 3200 m	Martens	1 Balg/Schädel
	Changma, 2500—3000 m	Gruber in Weigel	6 Bälge/Schädel
6	Pike, 3700 m	Gruber in Weigel	3 Bälge/Schädel
7	Lamjura-Paß, 3260 m	Gruber in Weigel	3 Bälge/Schädel
8	Junbesi, 2670—3900 m	Gruber in Weigel	32 Bälge/Schädel
9	Ringmo, 2700—4020 m	Gruber in Weigel	11 Bälge/Schädel
10	Paphlu, 3100 m	Gruber in Weigel	1 Balg/Schädel
11	Lughla, 2950 m	Martens	2 Bälge/Schädel
12	Khumjung, 3800 m	Martens	1 Balg/Schädel
13	Zusammenfluß von Phunki und Imja-Drangka, 3250 m	Martens	3 Bälge/Schädel
14	Pare, 3550 m	Martens	4 Bälge/Schädel
	nicht lokalisiert: Gideh	(Weigel)	

Maxomys niviventer: ★ ■

Nr.	Ort	Sammler/Zitat	Beleg
1	Dhorpatan, 3000 m	Martens	1 Balg/Schädel
2	Bobang, 2500 m	Martens	6 Bälge/Schädel
3	Muri, 2300 m	Martens	6 Bälge/Schädel
4	Ghasa, 2080 m	Abe	6 Bälge/Schädel
5	Chadziou-Khola, 2650 m	Martens	6 Bälge/Schädel
6	Lethe, 2500 m	Martens	1 Balg/Schädel
7	Thaksang/Tukche, 3150 m	Martens	1 Balg/Schädel
8	Sikha, 6500 ft = 2000 m	Hyatt / Brit. Mus.	1 Balg/Schädel
	Chitare, 2400 m	Abe	2 Bälge/Schädel
9	Paß von Gorapani, 2750 m	Martens	2 Bälge/Schädel
10	Ulleri, 2290 m	Abe	1 Balg/Schädel
11	Birethanti, 1150 m	Abe	1 Balg/Schädel
12	Gurkha; Apoon Hill, Satthar	Ellerman	3 Bälge/Schädel
13	Mahabarats, Daman, 2500 m	Martens	1 Balg/Schädel
14	KTM-Tal, Godawari, 1600 m	Martens	1 Balg/Schädel
	Berg Phulchoki, 2700 m	Martens	1 Balg/Schädel
	Thankot	Ellerman	2 Bälge/Schädel
15	Kuinibisona, 1890 m	Abe	1 Balg/Schädel
16	Bokhajhunda, 2000 m	Abe	1 Balg/Schädel
17	Khurumsan, 2500 m	Abe	3 Bälge/Schädel
18	Dhunche, 2000 m	Abe	5 Bälge/Schädel

nicht lokalisiert: Chalna Kall, Hathibun, Bouzini (alle Ellerman)

Tabelle 14

Maßbeispiele für *Maxomys niviventer* und *M. eba* aus Nepal

Abkürzungen wie Tab. 8; außerdem: Schwr = Zahl der Schwanzringe

Nr.	sex	K+R	Schw	HF	Ohr	Gew	Schwr	ONL	Cbl	Iob	OZR	Dia	Abn
						Maxomys niviventer							
18	♂	90	133	23	17,5	28	250	29,0	26,0	4,7	5,5	6,8	nicht
19	♀	96	122	23	18	27	260	28,5	25,4	4,8	5,3	6,4	nicht
27	♀	123	183	25,5	18,5	69	275	35,4	31,8	5,8	5,9	9,0	deutlich
28	♂	105	145	24	19	30	260	30,5	27,1	4,9	5,9	6,8	nicht
34	♂	93	122	22	18,5	23	260	28,5	25,0	5,0	5,6	6,7	nicht
67	♂	102	149	26,5	20	39	275	33,3	29,7	5,3	5,7	7,8	mäßig
103	♂	95	122	24	19	25	250	29,0	26,2	5,0	5,6	6,7	nicht
105	♀	118	190	29	19	66	265	36,3	33,2	6,0	5,8	8,7	deutlich
112	♂	129	174	27	21	68	290	35,5	32,1	5,6	5,3	9,1	mäßig
136	♂	133	143	29	20	86	245	37,1	33,6	5,4	5,7	10,0	deutlich
137	♀	102	170	25	21	45	258	33,2	29,5	5,1	5,8	7,8	mäßig
138	♂	105	173	25	20	40	247	33,5	29,6	5,3	5,8	8,2	mäßig
195	♀	137	179	25,5	22	68	285	34,1	31,1	5,3	5,5	8,7	mäßig
198	♂	143	190	28	22,5	77	255	36,7	32,2	5,7	5,6	9,7	deutlich
						Maxomys eba							
355	♀	118	180	25	20	47	255	32,6	29,7	5,0	4,9	8,4	stark
406	♀	116	166	24	19	38	240	31,5	28,0	4,8	5,0	7,9	stark
407	♂	107	170	26	19	30	275	30,6	27,0	5,5	5,1	7,2	mäßig
422	♀	110	176	25	20	37	250	31,7	28,2	4,8	5,2	7,8	mäßig
441	♂	130	151	26	20	34	240	31,2	27,6	4,6	5,1	7,5	deutlich
444	♂	106	174	25	18,5	32	236	30,6	27,6	4,5	5,0	7,8	mäßig
453	♀	105	158	24	20	34	245	30,0	27,3	4,8	5,0	7,2	mäßig

Abe (1971) fand *niviventer* von 1150—2500 m, J. M. von 1600—3150 m.

Die höchstgelegenen Fänge in 3000 m (Dhorpatan) und 3150 m (Thaksang über Tukche) liegen im kaltgemäßigten Koniferenwald-Gürtel. Diese Fundorte gehören offensichtlich nicht mehr zum ständigen Siedlungsgebiet von *niviventer,* denn obwohl dort in 2 bzw. 4 verschiedenen Jahren gesammelt wurde, fing J. M. nur diese beiden offenbar umherstreifenden Tiere. Tukche liegt bereits nördlich der Hauptkette in gemäßigtem Monsun-Einfluß, also außerhalb des Verbreitungsgebietes kälteempfindlicher indo-chinesischer Faunenelemente, und Dhorpatan zeichnet sich durch generell rauhes Klima aus.

In Thakkhola, dem Durchbruchstal durch die Himalaya-Hauptkette, reicht das regelmäßige Vorkommen nördlich etwa bis Lethe und damit bis zur Grenze des Monsun-Einflußbereiches.

2. *Maxomys eha*

Unterlagen: Gebiet um Jiri und Those: Berg Chordung bei Jiri, 2900 m, 31. VIII. bis 1. IX. 1970, 29. III.—1. IV. 1973 (Nr. 322, 324, 433, 441, 444); Thodung, 3200 m 8. IV. 1973 (453). — Mt. Everest-Gebiet/Khumbu: Khumjung, 3800 m, 18. IX. 1970 (332); Zusammenfluß von Imja- und Phunki-Drangka, 3250 m, 1. X. 1970 (355—357); Pare, 3550 m, 14.—16. X. 1970 (388, 394, 406, 407); Lughla, 2900 m, 22.—23. X. 1970 (422—431).

Maxomys eha ähnelt einem kleineren, graueren, sehr langschwänzigen *M. niviventer,* hat aber einen hellgrauen Bauch, dessen Haare basal zu $^3/_4$ grau sind. Die ♀ besitzen nur 6, nicht 8 Zitzen. Die Schwanzendhaare sind meist länger und bilden einen deutlicheren Pinsel. Der Schwanz ist zwar meist erkennbar, aber weniger kontrastreich zweifarbig als bei *M. niviventer.*

Den als Unterart zu *M. fulvescens* gestellten *M. brahma* hat Musser (1970) als nahen Verwandten von *M. eha* identifiziert. *M. brahma* ist etwas größer, besitzt einen deutlicheren Haarpinsel am Schwanzende und erscheint ventral heller als *M. eha,* weil das Bauchhaar nur zur Hälfte grau ist. Die bisher bekannten Funde liegen in Burma und Assam. Mit einem Vorkommen in Nepal wäre zwar zu rechnen, doch zeigen die bei Weigel (1969) und Abe (1971) publizierten Maße ebenso wie unsere Werte in Tab. 14, daß sich in diesen Serien keine übersehenen *M. brahma* verbergen. 3 der 15 vorliegenden Bälge zeigen in der Bauchmitte einen unterschiedlich großen, rein weißen Fleck. ♀ 355 läßt am Balg deutlich die Zitzenzahl 6 erkennen, wogegen 2 *M. niviventer* (Nr. 196 und 200) die Zahl 8 aufweisen.

Verbreitung (Abb. 10): Sein geschlossenes Areal ist in Nepal auf den Osten beschränkt, wo offensichtlich die westliche Arealgrenze verläuft. Dort ist der westlichste Fundort Bigu, östlich des Passes Ting Sang La (Gruber 1969). Nur Abe (1971) nennt die vom bekannten Areal ganz isolierten Orte Syng Gompa (Trisuli-Tal nördl. Kathmandu) und Paß Gorapani (südliche Annapurna). In Gorapani fing J. M. in derselben Höhe (um 2750 m) *M. niviventer.* In diesen Teilen Zentral- und West-Nepals ist *eha* bereits recht selten und gewiß nur noch sporadisch verbreitet. J. M., der sich hauptsächlich im Westen aufhielt, fing ihn dort nie.

Ökologie: Anders als *niviventer* nimmt *eha* einen vertikalen Arealgürtel überwiegend in der kaltgemäßigten Stufe ein, nur lokal erreicht er auch den warmgemäßigten immergrünen Höhen- und Nebelwald abwärts bis 2500 m. Grubers Funde (1969) reichen von 2500 bis 4020 m, die von J. M. von 2900 bis 3800 m. Das Schwergewicht der Verbreitung liegt im Koniferen-*Rhododendron*-Wald etwa ab 2800 m und reicht bis zur Waldgrenze, kaum über 4000 m (Gruber 1969; Weigel 1969). Dort besiedelt *eha* unterschiedliche Waldformationen, auch Bestandsränder und selbst kleine Gehölze und Gebüsche in der Nähe von landwirtschaftlich genutztem Gelände und Dörfern, gern auch in spärlich bewachsenen, unterschlupfreichen Blockhalden.

Gelegentlich dringt er in einzelstehende Gehöfte ein. Die Vorliebe für wasserreiche Biotope ist keineswegs so groß wie bei *M. niviventer.*

Wenigstens zur Blütezeit erklettert *eha* baumartig wachsende Rhododendren, wahrscheinlich, um Nektar und anderen Blüteninhalt zu fressen. Das Gesichtsfell ist danach dicht mit Pollen verklebt.

Ökologische Beziehungen zwischen M. niviventer und M. eha

Der weitgehende horizontale und vertikale Ausschluß von *niviventer* und *eha* legt die Vermutung nahe, daß beide konkurrieren und sie „deshalb" die Südflanke des Himalaya untereinander „aufgeteilt" haben. Dagegen spricht aber, daß in West-Nepal, wo *eha* mit Sicherheit über weite Strecken fehlt, *niviventer* trotzdem auf die warmgemäßigte Stufe beschränkt bleibt, nicht also auch potentielles *eha*-Gebiet einnimmt. Umgekehrt scheint *eha* in Ost-Nepal nicht in den sonst vorzugsweise von *niviventer* besiedelten Gürtel einzudringen. Zudem sind *eha* und *niviventer* in der Größe recht unterschiedlich; sie könnten also wahrscheinlich (fast) konkurrenzlos nebeneinander leben, ähnlich wie *Apodemus sylvaticus* und *A. gurkha* lokal in W-Nepal.

So scheint die Separierung weitgehend auf unterschiedlicher klimatischer Anpassung zu beruhen, die beide vertikal trennt, und nur in untergeordnetem Maße auf Konkurrenz. Beide Faktoren zusammen gewährleisten eine recht scharfe vertikale Trennung. Sie wird dadurch unterstrichen, daß noch kein Autor beide Arten an ein und derselben Stelle zusammen gefangen hat. Die vermutete horizontale Vikarianz müssen weitere Fakten erhärten.

Zusammenfassung

1. Verbreitung, Ökologie und Taxonomie von *Rattus rattus* und *R. rattoides* in Afghanistan und Nepal werden ausführlich behandelt. Verbreitung (Abb. 1, 6, 8): *R. rattoides* besetzt höhere Lagen als *R. rattus* und ist im allgemeinen ebenfalls synanthrop. Ausnahmen finden sich im westlichen Nepal und in Ost-Afghanistan, wo die Häuser von *R. rattus* besetzt sind.
2. Karyogramme von *R. rattoides* aus Afghanistan und Nepal sowie solche von *R. rattus* aus Afghanistan zeigen zusammen mit äußeren Merkmalen, daß beide tatsächlich in beiden Ländern verschiedene Arten repräsentieren. Allerdings wechseln die entscheidenden Merkmale.
3. Zwischen *R. rattoides* aus Afghanistan und aus Nepal bestehen erhebliche Unterschiede. Die unterschiedliche geographische Abwandlung dieser Merkmale zeigt allerdings, daß beide Gruppen trotzdem wahrscheinlich artgleich sind.
4. *R. rattus* aus Afghanistan wird als neue Unterart, *R. r. povolnyi,* beschrieben.
5. Die Existenz von *Rattus nitidus* in Nepal erscheint fraglich.
6. *Maxomys eha* und *M. niviventer* sind horizontal und vertikal weitgehend separiert.
7. *Maxomys fulvescens* (Gray, 1847) ist vermutlich ein jüngeres Synonym von *Maxomys niviventer* (Hodgson, 1836).

Summary

The genera Rattus and Maxomys in Afghanistan and Nepal

1. Distribution, ecology and taxonomy of *Rattus rattus* and *Rattus rattoides* are discussed in detail. Distribution (figs. 1, 6, 8). *R. rattoides* occupies vertically higher localities than *R. rattus* and in general lives synanthropically also. Exceptions are known from West Nepal and East Afghanistan. Then (only in Afghanistan) the houses are occupied by *R. rattus.*
2. Karyograms (fig. 5) of *R. rattoides* (Afghanistan and Nepal) and of *R. rattus* (Afghanistan) show in combination with external characters that in the areas discussed both taxa represent in fact different species. The critical characters however differ locally.

3. Between *R. rattoides* from Afghanistan and Nepal exist considerable differences (tab. 6, 7) even in karyograms (fig. 5, tab. 6). The different geographical variation of the characters discussed however shows that both groups are presumably conspecific.
4. *R. rattus* from Afghanistan is described as a new subspecies *R. rattus povolnyi.*
5. The existence in Nepal of *Rattus nitidus* is doubtful.
6. *Maxomys eha* and *M. niviventer* are separated vertically in Nepal and in several parts perhaps horizontally.
7. *Maxomys fulvescens* (Gray, 1847) is presumably a younger synonym of *Maxomys niviventer* (Hodgson, 1836).

Literatur

ABE, H. (1971): Small Mammals of Central Nepal. J. Faculty Agricult. Hokkaido University **56**, 367—423.

BISWAS, B., KHAJURIA, H. (1955): Zoological results of the "Daily Mail" Himalayan Expedition, 1954. Four new mammals from Khumbu, eastern Nepal. Proc. Zool. Soc. Calcutta **8**, 25—30.

— (1957): Zoological results of the "Daily Mail" Himalayan Expedition, 1954. Notes on some mammals of Khumbu, eastern Nepal. Proc. Zool. Soc. Calcutta, Mookerjee Memor. Vol., 229—253.

CAPANNA, E. (1974): A re-statement of the problem of chromosomal polymorphism in *Rattus rattus* (L.) Symposium Theriologicum II. Proc. Intern. Symp. Species Zoogeogr. European Mammals 1971, 223—235.

ELLERMAN, J. R. (1961): The Fauna of India. Mammalia (2. ed.), **3**, Rodentia Part 2. Delhi.

ELLERMAN, J. R.; MORRISON-SCOTT T. C. S. (1951): Checklist of Palaearctic and Indian Mammals 1758 to 1946. British Museum, London.

GAISLER, J.; POVOLNÝ, D.; SÉBEK, Z.; TENORA, F. (1967): Faunal and Ecological Occuring in the Environs of Jalal-Abad, with Notes on further Discoveries of Mammals in Afghanistan. I. Insectivora, Rodentia. Zool. Listy **16**, 355—364.

GRUBER, U. F. (1969): Tiergeographische, ökologische und bionomische Untersuchungen an kleinen Säugetieren in Ost-Nepal. Khumbu Himal; Ergebnisse des Forschungsunternehmens Nepal Himalaya **3**, 197—312.

HASSINGER, J. D. (1968): Introduction to the Mammal Survey of the 1965 Street Expedition to Afghanistan. Fieldiana Zoology **55**, 1—81.

— (1973): A survey of the mammals of Afghanistan. Fieldiana Zoology **60**, 1—195.

HEROLD, W. (1960): Über die Wurzeln der Oberkiefermolaren bei *Rattus norvegicus* (Berkenhout) und *Rattus rattus* (L.). Z. Säugetierkunde **25**, 15—23.

HODGSON, B. H. (1845): On the Rats, Mice and Shrews of the Central Region of Nepal. Ann. Mag. Nat. Hist. **15**, 266—269.

Internationale Regeln für die Zoologische Nomenklatur. Deutscher Text, vorgelegt von O. KRAUS. 2. Aufl. Frankfurt a. Main: Verlag W. Kramer.

KRÁL, B. (1974): Formation of karyotype of rats of the subgenus *Rattus*. Symposium Theriologicum II. Proc. Intern. Symp. Species Zoogeogr. European Mammals 1971, 237—245.

KRAUS, O. (1973): Internationale Regeln für die Zoologische Nomenklatur: Bericht über die Änderungen, gültig ab 1. Januar 1973. Senckenbergiana biol. **54**, 219—225.

LEHMANN, E. VON (1955): Die Säugetiere aus Fukien (SO-China) im Museum A. Koenig, Bonn. Bonn. zool. Beitr. **6**, 147—170.

MARKVONG, A.; MARSHALL, J.; GROPP, A. (1973): Chromosomes of rats and mice of Thailand. Mammal. Chromos. Newsletter **14**, 91—99.

MISONNE, X. (1956): Repartition geographique actuelle de *Rattus rattus* Linné, 1758 et de *Rattus norvegicus* Berkenhout, 1769 en Iran. Inst. royal Sci. nat. Belg. Bull. **32** (49), 11 pp.

— (1969): African and Indo-Australian Muridae evolutionary trends. Mus. roy. Afrique Centrale Tervuren Belg. Ann. Ser. IN-8° Sci. Zool. No 172, 219 pp.

MUSSER, G. G. (1970): Species-limits of *Rattus brahma*, a Murid Rodent of Northeastern India and Northern Burma. Amer. Mus. Nov. Nr. 2406, 27 pp.

— (1973): Notes on additional specimens of *Rattus brahma*. J. Mamm. **54**, 267—270.

NIETHAMMER, J. (1975): Zur Taxonomie und Ausbreitungsgeschichte der Hausratte (*Rattus rattus*). Zool. Anz., im Druck.

PATHAK, S. (1971): A new type of intrasubspecific chromosome polymorphism in *Rattus rattus brunneusculus* (Hodgson), collected from Nepal. Mammal. Chromos. Newsletter **12**, 92—93.

SCHLITTER, D. A.; THONGLONGYA, K. (1971): *Rattus turkestanicus* (Satunin, 1903), the valid name for *Rattus rattoides* Hodgson, 1845 (Mammalia: Rodentia). Proc. Biol. Soc. Washington 84, 171—174.

Sharma, R.; Raman, R. (1971): Chromosomes of a few species of Rodents of Indian Subcontinent. Mammal. Chromos. Newsletter **12**, 112—115.
Vinogradov, B. S.; Argiropulo, A. I. (1941): Fauna of the U.S.S.R. Mammals. Key to Rodents. Moskau. Übersetzt aus dem Russischen durch IPST Jerusalem 1968.
Weigel, I. (1969): Systematische Übersicht über die Insektenfresser und Nager Nepals nebst Bemerkungen zur Tiergeographie. Khumbu Himal; Ergebnisse des Forschungsunternehmens Nepal-Himalaya **3**, 149—196.
Yosida, T. H.; Kato, H.; Tsuchiya, K.; Sagai, T.; Moriwaki, K. (1974): Cytogenetical Survey of Black Rats, *Rattus rattus,* in Southwest and Central Asia, with Special Regard to the Evolutional Relationship between Three Geographical Types. Chromosoma **45,** 99—109.

Anschriften der Verfasser: Prof. Dr. Jochen Niethammer, Zoologisches Institut der Universität, D - 53 Bonn, Poppelsdorfer Schloß; Prof. Dr. Jochen Martens, Instiut für Zoologie der Johannes Gutenberg-Universität, D - 65 Mainz, Saarstraße 21

Remarks on the Pliocene Suidae of Europe

By A. Azzaroli

Receipt of Ms. 3. 2. 1975

Stratigraphical notes

The continental stages equivalent to the Pliocene are the Ruscinian (Tobien 1970; = "zone de Perpignan" of Thaler 1966) and the Early Villifranchian (Azzaroli 1970; Azzaroli and Vialli 1971). Tobien inserted a "Csarnotian" between the Ruscinian and the Early Villafranchian, but it is doubtful that this stage is really distinct from the Ruscinian, although the latter may be subdivided into smaller faunal zones.

The continental equivalent of the late Middle Miocene (Tortonian *pro parte)* is the Vallesian of Crusafont Pairò 1951 (Marks 1971); the equivalent of the late Miocene (Messinian, Andalusian) is the Pikermian of Crusafont Pairò 1950 (De Bruijn 1971), a name that was later changed into Turolian (Crusafont Pairò 1965; Marks 1971).

In the past the Vallesian and Turolian were often united under the name of Pontian (Barbot de Marny 1869), but this name was proposed for the brackish and freshwater Odessa limestone and its use for continental mammalian faunas is incorrect. There has also been a great deal of confusion as to the correlation of continental and marine stages, and several authors referred the "Pontian" mammalian faunas to the Early Pliocene. Investigations on several localities of Eastern and Southern Spain (Librilla, La Alberca, several sites near Arenas del Rey) gave however conclusive evidence that the Turolian is the time equivalent of the Andalusian (Aguirre et al. 1974; Aguirre 1974), while a reevaluation of the fauna of Gravitelli, Sicily, showed that this also is of Turolian age and equivalent to the Messinian (Azzaroli, in press).

Z. Säugetierkunde 40 (1975) 355—367

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Historical

Few species of suids have been recorded from the Pliocene (Ruscinian and Early Villafranchian) of Europe and Western Asia, nevertheless their taxonomy is still confused.

"*Aper*" *arvernensis* was described by Croizet and Jobert in 1828. It was based on a fragment of a juvenile skull and mandible with some milk and some permanent teeth. This fossil comes from the Perrier Hills of the French Central Massif and was subsequently dated as Early Villafranchian (Etouaires horizon, see Kurtén 1963).

In 1859 Gervais described another species, *Sus provincialis,* from the Pliocene basin of Hérault, Southern France. This species was based on seven molars and a premolar, all isolated except a second and third lower molar found in connection. These fossils seem to be of Ruscinian age.

In 1885 Depéret described under the name *Sus arvernensis* a row of upper cheek teeth from the Roussillon basin, Southern France, also of Ruscinian age. In 1890 Depéret changed his mind. He described and figured a third lower molar from the Roussillon basin, which he referred to *Sus provincialis;* at the same time he referred the tooth row figured in 1885 to a new subspecies, *Sus provincialis* race *minor,* to which Depéret attributed also some other teeth found in the meanwhile.

All these fossils were reexamined by Stehlin (1900). According to this author *Sus provincialis* should perhaps be transferred to the genus *Potamochoerus;* the same would apply to *Sus provincialis* race *minor,* which Stehlin recognized as valid. *Sus arvernensis* was also considered valid and distinct from both former taxa. Distinguishing criteria were considered the size of the (mostly isolated) teeth, the thickness of the enamel, the degree and depth of folding.

In 1926 Pilgrim created the new genus *Propotamochoerus* for some fossils from the Siwalik Hills, with *P. salinus* Pilgrim as type species for the genus, and at the same time referred to it "*Propotamochoerus provincialis major*" (sic) and "*Propotamochoerus provincialis minor*". The reason for this generic attribution was not stated. Pilgrim considered *Propotamochoerus* a more primitive forerunner of *Potamochoerus,* and possibly for this simple reason transferred to his new genus the Pliocene species of Southern France.

Pilgrim's generic attribution was accepted by Mottl (1939: *Propotamochoerus provincialis* race *minor).* Some years later however Schaub (1943), while keeping to Stehlin's idea that "*Sus*" *provincialis* is a *Potamochoerus,* restored the smaller suid from the Roussillon to the genus *Sus* and gave it the rank of a full species, *Sus minor,* disctinct from both *P. provincialis* and *Sus arvernensis.* In this paper Schaub made reference to an unpublished skull from the Roussillon and expressed the idea that *Sus minor* is the direct ancestor of the (late) Villafranchian *Sus strozzii.*

The essence of Schaub's views was accepted by Azzaroli (1954), who expressed however the doubt that *Sus minor* might be identical with "*Aper*" *arvernensis.* Azzaroli described and figured the almost complete skull of *Sus minor* in the Museum of Basle (Rss. 70) and part of a mandible, also from the Roussillon, and concluded that *Sus minor,* as Schaub had supposed, is actually an ancestor of *Sus strozzii,* and that both are close relatives of the living Indonesian species *Sus verrucosus* and *Sus celebensis.*

It should be pointed out that for the first time Azzaroli's paper contained the description of a nearly complete skull. All previous identifications had been based on teeth only.

Fejfar (1964) reverted to Pilgrim's conception and referred the suids from Hajnačka to *Propotamochoerus provincialis* and *Propotamochoerus provincialis minor.*

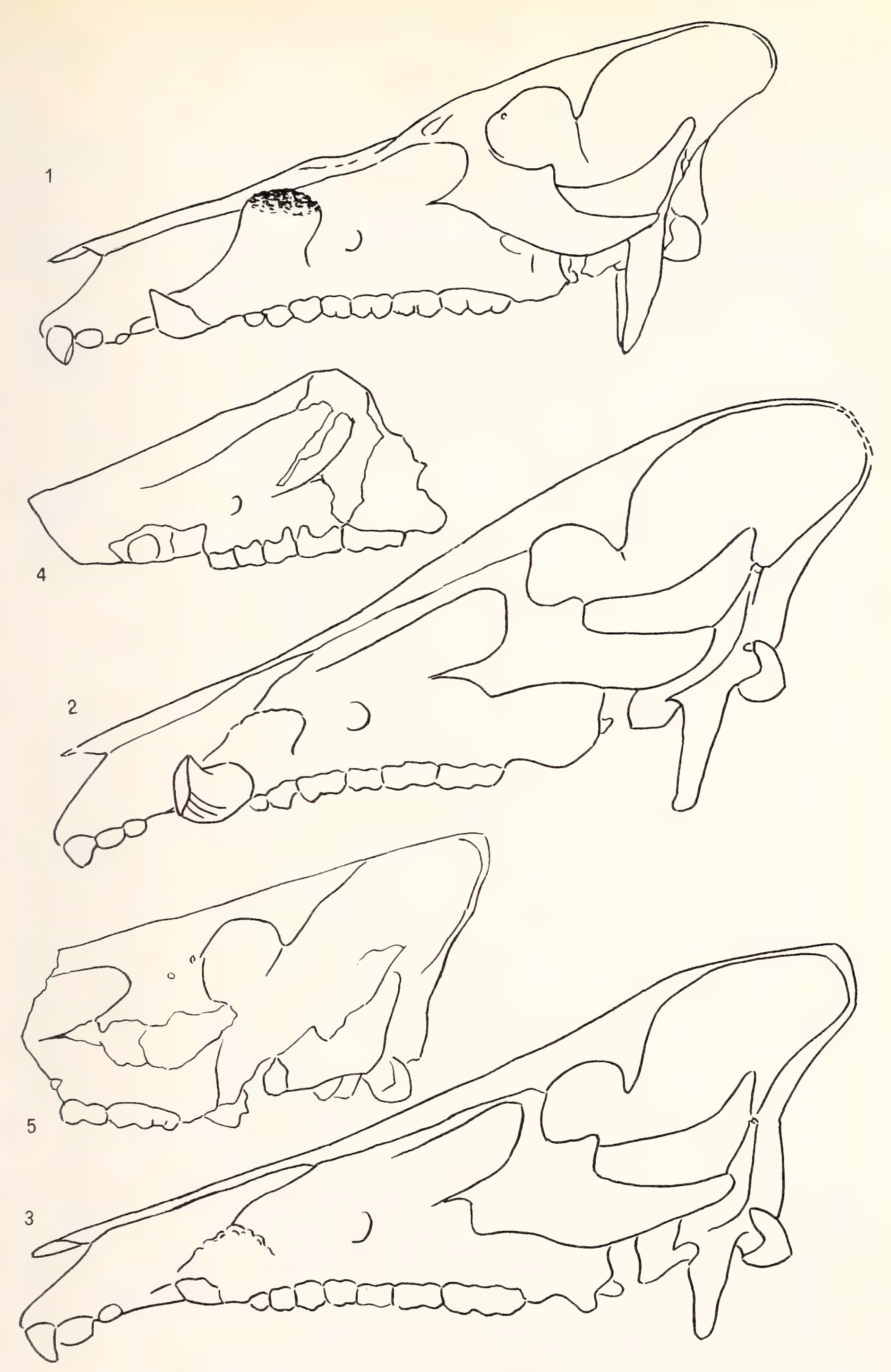


Plate I. Fig. 1. Potamochoerus larvatus — recent. Torda, Lower Juba, Somalia. Florence, Zoological Museum, M 4804, skull, side view. — *Fig. 2. Sus minor* — Pliocene (Ruscinian). Perpignan, S. France (after AZZAROLI 1954), Basel, Natural History Museum, Rss 70, skull, side view, restored. — *Fig. 3. Sus verrucosus* — recent. Java. Basel, Natural History Museum, C 1174, skull, side view. — *Fig. 4. Propotamochoerus hysudricus* — Dhok Patan horizon (Early Pliocene?). Hasnot, Siwalik Hills (after PILGRIM 1926), Calcutta, Indian Museum, B 689, fragment of skull, side view. — *Fig. 5. Propotamochoerus hysudricus* — Early Pliocene? Punjab, Siwalik Hills (after PILGRIM 1926), Calcutta, Indian Museum, B 28, fragment of skull, side view. (All figures 1/3 natural size.)

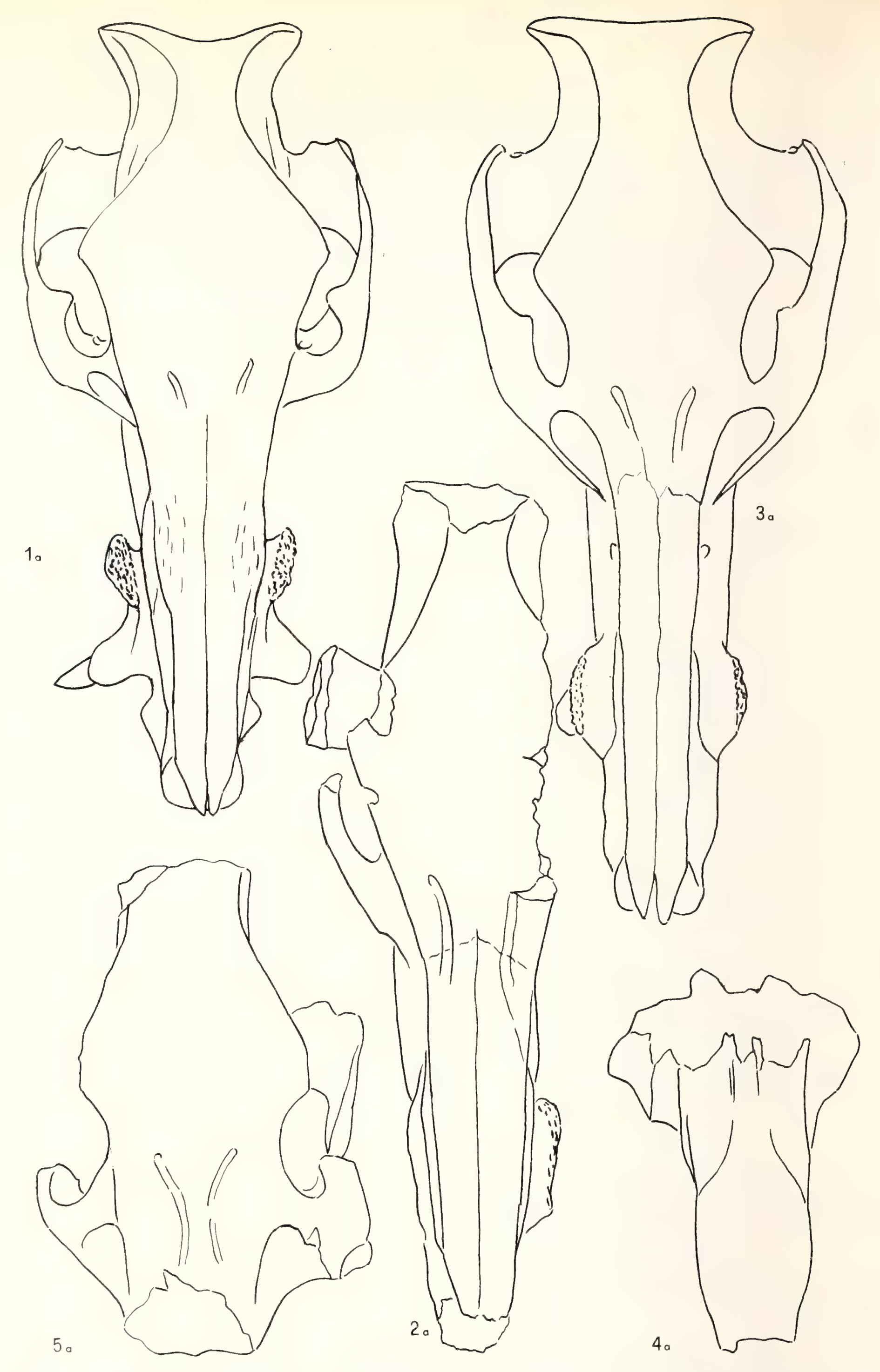


Plate II. Fig. 1a. Potamochoerus larvatus — same specimen as pl. I, fig. 1. Skull, upper view. — *Fig. 2a. Sus minor* — same specimen as pl. I, fig. 2, not restored (after AZZAROLI 1954). Skull, upper view. — *Fig. 3a. Sus verrucosus* — same specimen as pl. I, fig. 3. Skull, upper view. — *Fig. 4a. Propotamochoerus hysudricus* — same specimen as pl. I, fig. 4. Fragment of skull, upper view. — *Fig. 5a. Propotamochoerus hysudricus* — same specimen as pl. I, fig. 5. Fragment of skull, upper view. (All figures $^1/_3$ natural size.)

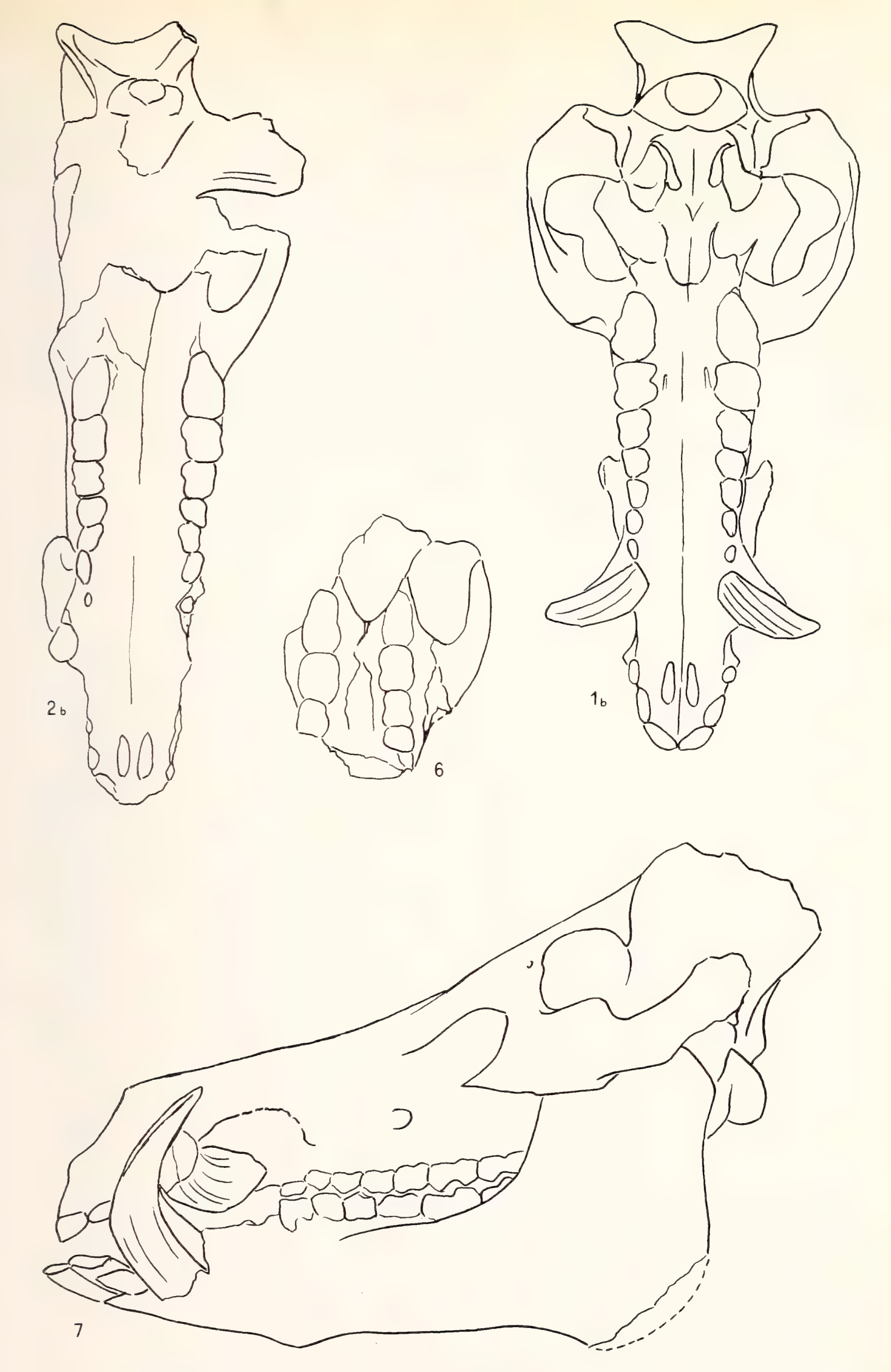


Plate III. Fig. 1b. Potamochoerus larvatus — same specimen as pl. I, fig. 1. Skull, basal view. — *Fig. 2b. Sus minor* — same specimen as pl. I, fig. 1. Skull, basal view (not restored), (after AZZAROLI 1954). — *Fig. 6. Propotamochoerus salinus* — Chinji Stage (Late Miocene). Chinji, Salt Range (after PILGRIM 1926), Calcutta, Indian Museum, B 681, fragment of skull, basal view. — *Fig. 7. Sus minor* — Pliocene (Ruscinian?). Kvabebi, Georgia SSR (after VEKUA 1972), Tbilisi, Acad. of Sciences, Inst. of Paleobiol., K-15, skull, side view. (All figures $^1/_3$ natural size.)

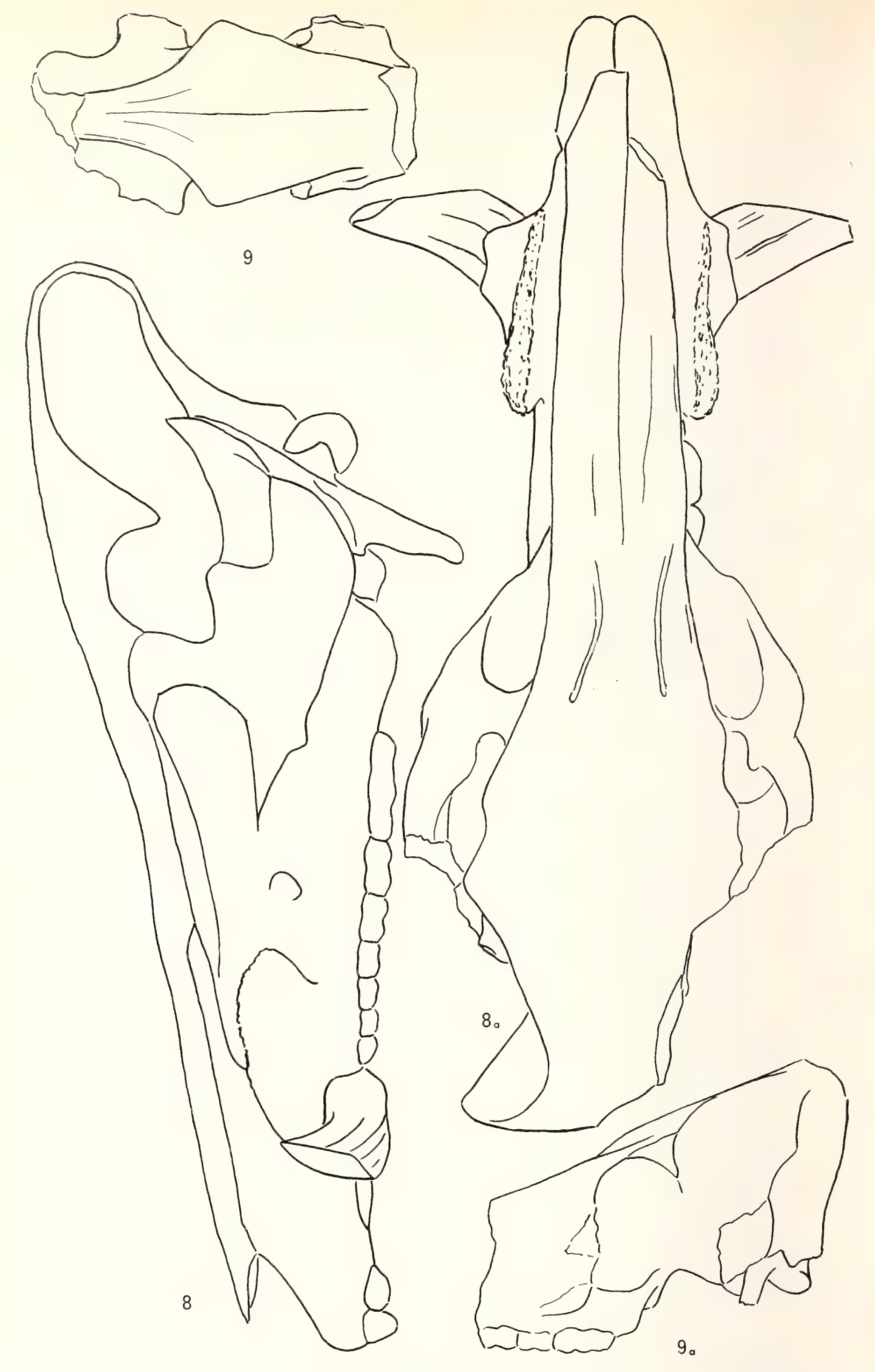


Plate IV. Fig. 8. Sus strozzii — Late Villafranchian (Early Pleistocene). Upper Valdarno, Central Italy (after AZZAROLI 1954), Lectotype, Florence, Palaeontological Museum, Igf 414, skull (restored), side view. — *Fig. 8a.* Id., skull, partly restored, upper view (after AZZAROLI 1954). — *Fig. 9. Propotamochoerus uliginosus* — Dhok Patan horizon (Early Pliocene?). Punjab (after PILGRIM 1926), fragment of skull, upper view. — *Fig. 9a.* Id., fragment of skull, side view. (All figures 1/3 natural size.)

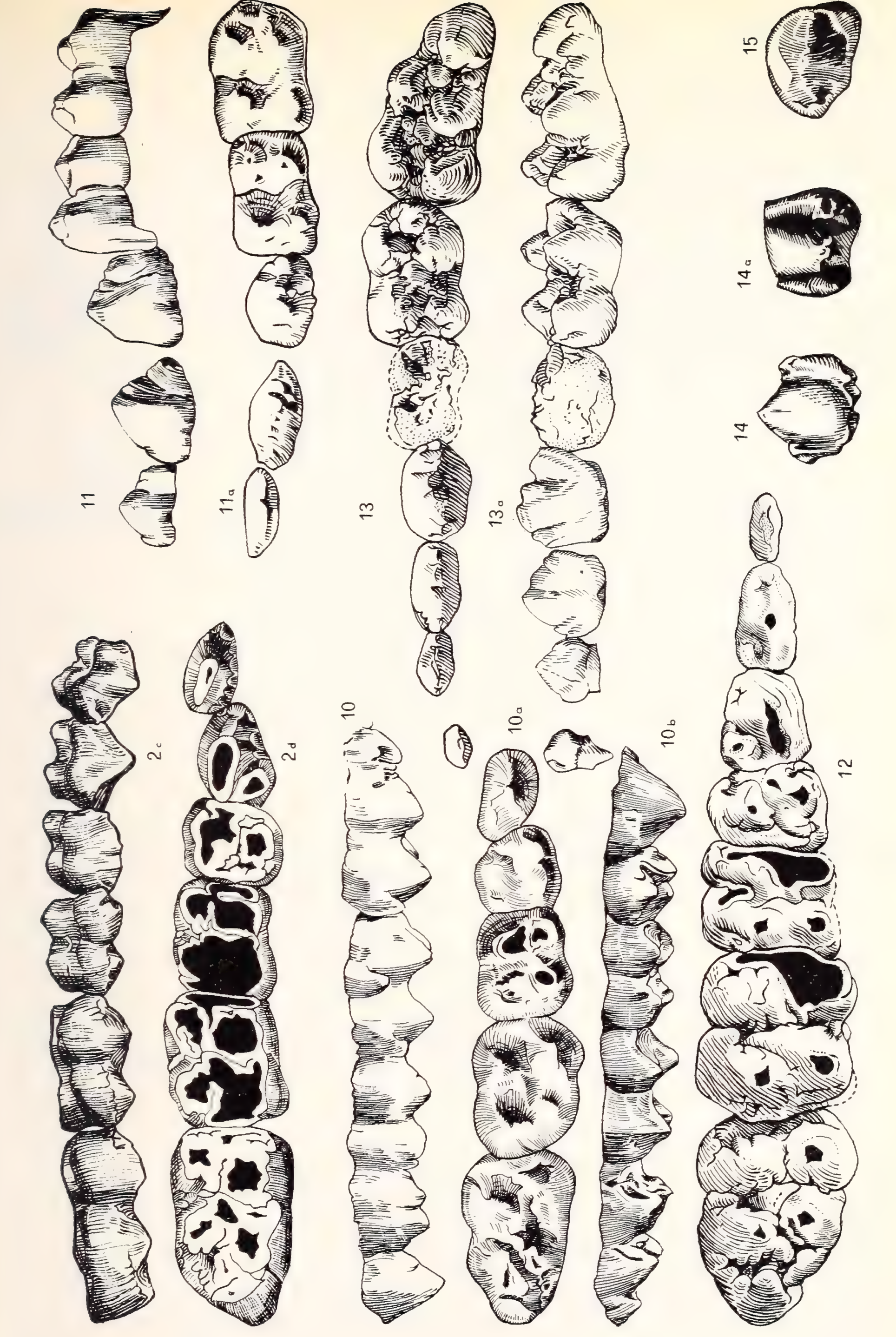


Plate V. Fig. 2c, 2d. Sus minor — same specimen as pl. I, fig. 2. Right upper tooth row. — *Fig. 10, 10a, 10b. Sus minor* — Pliocene (Ruscinian). Roussillon basin, S. France. Specimen figured under the name of *Sus arvernensis* by Depéret 1885, pl. V, fig. 1. Left upper tooth row (after Azzaroli 1954, from a cast in the Natural History Museum of Basle). — *Fig. 11, 11a. Sus minor* — Pliocene (Ruscinian). Roussillon basin, S. France. Specimen figured by Depéret 1890, Pl. V, fig. 13. Left lower tooth row (after Azzaroli 1954, from a cast in the Natural History Museum of Basle). — *Fig. 12. Sus minor* — Pliocene (Ruscinian?) Kvabebi, Georgia SSR (after Vekua 1972), Tbilisi, Acad. of Sciences, Inst. of Paleobiology, left upper tooth row. — *Fig. 13, 13a. Sus minor* — Pliocene (Ruscinian?). Kvabebi, Georgia SSR (after Vekua 1972), Tbilisi, Acad. of Sciences, Inst. of Paleobiology, left lower tooth ropw. — *Fig. 14, 14a. Propotamochoerus uliginosus* — Pliocene? Pohta, Jhelum District, Siwalik Hills (after Pilgrim 1926), Calcutta, Indian Museum, B 683, left fourth upper premolar, medial and upper views. —*Fig. 15. Propotamochoerus salinus* — Dhok Patan stage (Early Pliocene?). Siwalik Hills (after Pilgrim 1926), Calcutta, Indian Museum, B 682, left third upper premolar, grinding surface. (All figures natural size.)

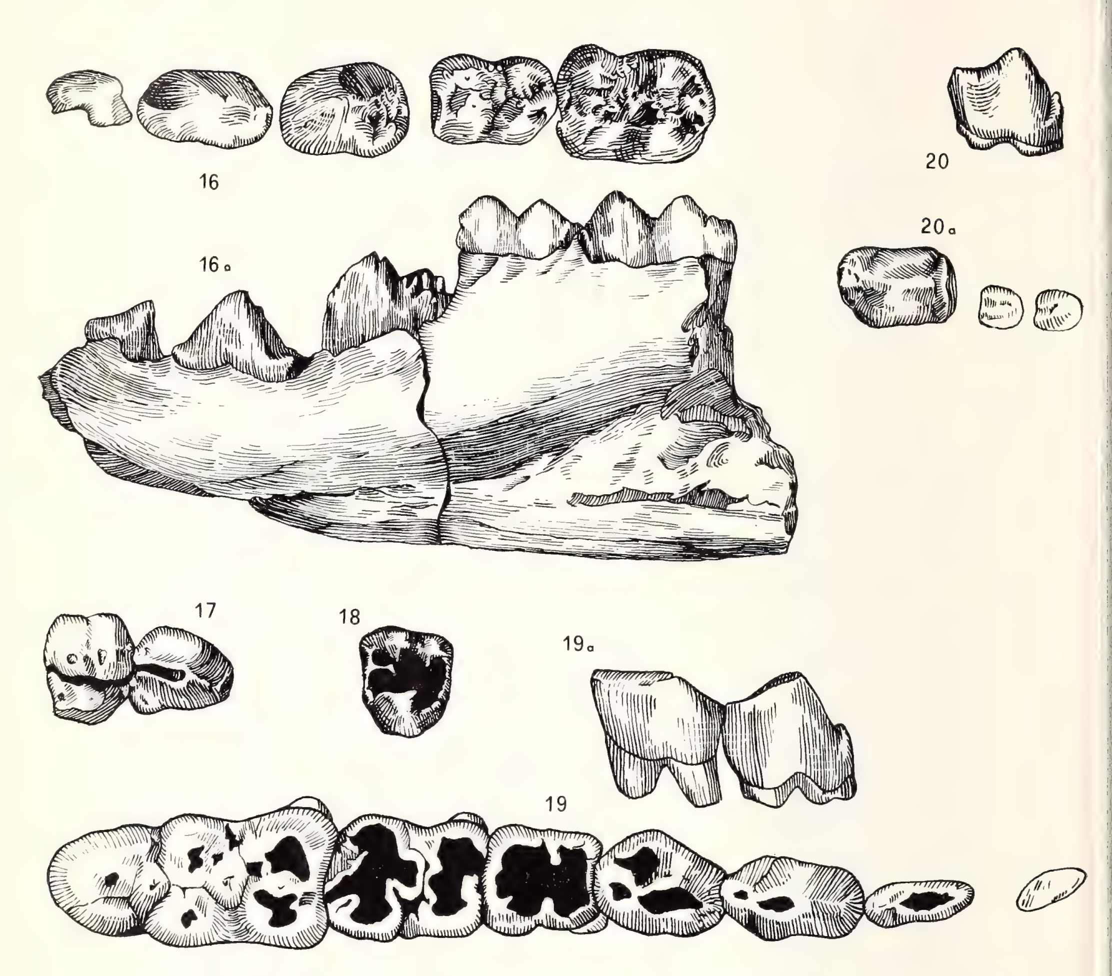


Plate VI. Fig. 16, 16a. Propotamochoerus salinus — Nagri zone (Early Pliocene?), Nagri, Salt Range (after Pilgrim 1926), Calcutta, Indian Museum, B 680, left lower tooth row. — *Fig. 17. Propotamochoerus uliginosus* — Chinji stage (Late Miocene). Chinji, Salt Range after Pilgrim 1926), Calcutta, Indian Museum, B 686, third fourth right upper premolars, grinding surface. — *Fig. 18. Propotamochoerus uliginosus?* — Nagri zone (Early Pliocene?). Haritalyangar, Simla Hills (after Pilgrim 1926), Calcutta, Indian Museum, B 684, right fourth upper premolar. — *Fig. 19, 19a. Propotamochoerus hysudricus* — Tatrot stage (Late Pliocene?). Kotalkund, Siwalik Hills (after Pilgrim 1926), Calcutta, Indian Museum, B 687, right lower tooth row, and detail of the third and fourth premolars. — *Fig. 20. Propotamochoerus uliginosus* — Chinji stage (Late Miocene). Chinji, Salt Range (after Pilgrim 1926), Calcutta, Indian Museum, B 685, thrid right lower premolar, lateral and upper views. (All figures natural size.)

HÜNERMANN (1971) accepted the term *Sus minor* proposed by SCHAUB and by AZZAROLI and considered *Sus arvernensis* as a non valid synonym of *Sus minor.*

VEKUA (1972) was even more fortunate than AZZAROLI, in that he had a nearly complete and two fragmentary skulls at his disposal, and in addition jaws, isolated teeth, limb bones. His fossils came from Kvabebi in Georgia, USSR, a site that has been somewhat doubtfully referred to the Early Villafranchian, but could possibly be of Ruscinian age. VEKUA expressed an entirely different idea from SCHAUB, AZZAROLI and HÜNERMANN: *"Sus" provincialis* belongs to *Propotamochoerus; "Sus" minor* is a synonym of the former; *Sus strozzii* is not closely related to it.

Discussion

It is indeed strange that PILGRIM's idea persisted so long, in spite of the rich documentation for a different interpretation presented by AZZAROLI. FEJFAR's and VEKUA's views are the result of the great confusion still present in the paleontological literature, and are obviously based on a misunderstanding of the genus *Propotamochoerus* as originally defined by PILGRIM. It is fair to state, however, that PILGRIM also had his own share in making things unnecessarily complicated. The genus *Propotamochoerus* in his original definition included four species: *P. salinus* Pilgrim, *P. uliginosus* Pilgrim, *P. hysudricus* (Lydekker) and *P. ingens* Pilgrim. *P. salinus* was chosen as the type of the genus, although *P. uliginosus* and *P. hysudricus* are represented by better material. In fact, from a skull of *P. uliginosus* „are largely taken the characters of the genus“ (PILGRIM 1926, p. 25); so that one is left to wonder why the type species of the genus should not be the latter instead of the poorly represented *P. salinus.* Be this as it may, the genus *Propotamochoerus,* in PILGRIM's original definition, is similar to *Potamochoerus* in dentition but differs in some features of the skull that PILGRIM considered more primitive. The cheek teeth are massive, of a relatively simple pattern, and the last lower premolar is characterised by a massive conical cusp ending in a single point. The lower canines, partly preserved only in *P. ingens,* seem to be intermediate in shape between those of *Sus scrofa* and those of *Sus verrucosus.* The jugal processes of the maxillaries spring out suddenly, almost at a right angle, from the side of the cheek; the root of the jugal process is placed as far forward as P^4, while in *Potamochoerus* it reaches only to M^2. The surface of the nose is flat, broad and rugose, and projects laterally over the maxillaries. The orbit is placed high and the front is flat. The bony palate extends very little behind M^3 in *P. hysudricus,* and it appears from PILGRIM's figure that is does not extend at all behind this tooth in *P. salinus.* In proportion to the face, the cranial region of the skull is longer in *Propotamochoerus* than in *Potamochoerus.* "It will thus be seen that the general shape of the skull is much more primitive than in the recent genus and more like *Hyotherium* and *Hippohyus*" (PILGRIM 1926, p. 23).

It is doubtful however that the features described as distinctive for *Propotamochoerus* are really primitive. If the zygomatic arches were really like those of *Hyotherium* and *Hippohyus,* as the fragmentary fossils seem to indicate, then this would appear to be rather a highly specialised feature and such as to rule out *Propotamochoerus* from the possible ancestry of *Potamochoerus.*

Nomenclature

As pointed out above, three distinct taxa were described from the Pliocene of Europe. The first of these in order of time, *"Aper" arvernensis* Croizet and Jobert 1828, or

better *Sus arvernensis,* is considered by Hünermann an early synonym of *Sus minor.* Its name is not valid: „Die Bezeichnung ‚*arvernensis*' muß als älteres, unbenutztes Synonym angesehen werden, da sie nach 1900 nur noch in Synonymie- und Faunenlisten Anwendung fand."

Though admitting that *arvernensis* and *minor* may be practically undistinguishable on dental features alone, I cannot fully agree with Hünermann: *arvernensis* is geologically younger than *minor* and might possibly prove to be distinct, though it is certainly closely related to it. Since the type is not sufficient to define the species and no better material has been described from the type locality, I consider *Sus arvernensis* a "nomen dubium". The same can be said of *Sus provincialis* Gervais, which is also based on very scanty material. It seems to be markedly larger than its contemporary *Sus minor* (the greatest lengths of the third lower molars of the two species are 44 and 33 mm., respectively) and therefore Vekua's idea that the two are synonyms appears unlikely. In any case *Sus provincialis* is also a "nomen dubium".

Sus minor is represented by a fine skull from the type locality, Perpignan. This specimen, now in the Museum of Natural History of Basle (Rss. 70), was mentioned by Schaub in 1943 and fully described and figured by Azzaroli in 1954.

What can be said of the suid from Kvabebi? Its skull is of about the same size as *Sus minor:* the male skull K-15 described by Vekua has a basilar length of 320 mm; the same length in the slightly damaged skull Rss. 70 may be evaluated around 330 mm. The dentitions are practically identical but the skulls are not so. K-15 has a dished profile, while in Rss. 70 the frontal and parietal regions are gently convex. In the published figures the orbit seems to be placed higher in K-15 than in Rss. 70, but this may be due to deformation. The significance of these differences is not easy to asses. They may perhaps be only individual variations; or perhaps the Georgian and the French suid may represent two distinct subspecies, but I am inclined to think that both may be included in the same species *Sus minor* Depéret.

Taxonomic position

Now to the question of the affinities and taxonomic position of *Sus minor,* the only well-defined species of suid in the Pliocene of Europe.

The dentition of this species does not bear out its supposed relationship to *Propotamochoerus* or *Potamochoerus.* In this lineage — if it is really a single lineage — the teeth are low crowned, covered by a thick enamel and relatively poorly folded. The most distinctive tooth is P_4, in which the main cusp is massive, nearly conical. In the various species of *Sus* the shape of this tooth varies to some extent and individual variation is rather broad in some species, though the typical form of *Potamochoerus* is never reached (Azzaroli 1954); the main cusp is typically trenchant, but may be more or less bicuspidate in primitive species. This applies also to *Sus minor:* a P_4 from Roussillon (the lectotype, figured by Azzaroli, pl. V, fig. 11, 11a) has a trenchant crown, while its homologue from Kvabebi figured by Vekua (pl. V, fig. 13, 13a) is bicuspidate. Vekua made also reference to some supposed differences in the shape of P^4 of *Sus minor* (his *P. provincialis* from Kvabebi) and of *Sus strozzii,* but I fail to find any significant difference in these teeth. Perhaps P^3 in the upper tooth row from the Roussillon basin described by Depéret (Azzaroli, pl. V, fig. 10, 10a), with its massive conical cusp, is more "potamochoerine", though not nearly as massive as in *Potamochoerus;* but in *Sus minor* this tooth is subject to individual variaton, and may be described as fully "suine" in the Roussillon skull Rss. 70 and in the tooth row from Kvabebi figured by Vekua (pl. V, fig. 2c, 2d, 12).

In conclusion the features of the dentition do not support the attribution of the Pliocene suid from Europe and the Caucasus region to *Propotamochoerus,* or for that matter to *Potamochoerus.* Even less so do the features of the skull. The root of the zygomatic arch extends forward only as far as M^3 or M^2 and the arch does not project squarely from the side of the cheek but widens backwards with an outward slope. This distinguishes sharply *Sus* from *Potamochoerus* and even more from *Propotamochoerus.* The upper surface of the nose is broad and rugose, but is convex, not flat as in *Potamochoerus;* the front is also transversely convex, the bony palate extends backwards well beyond the last molars, and these features also distinguish *Sus minor* from *Potamochoerus* and *Propotamochoerus.* The bony crests over the alveoles of the canines in male skulls are of a totally different shape in *Potamochoerus* and in *Sus minor,* while in the latter species they are similar to *Sus strozzii* and *Sus verrucosus.*

A comparison of figures may help to point out affinities and differences better than any lengthy description. *Potamochoerus* differs from *Sus scrofa* by the stronger lateral projection of the jugal arches, the broad, rugose surface of the nasals, the flat forehead. *Sus minor* also differs from *Sus scrofa* in the shape of the jugal arches, the expanded nasals, the supralveolar crests, but these features are differently developed than in *Potamochoerus* and altogether its skull is decidedley "suine" and not "potamochoerine". As a matter of fact *Sus minor* is a slightly modified and reduced copy of the living *Sus verrucosus,* just as *Sus strozzii* is almost exactly an enlarged copy of *Sus minor* and differs very slightly from *Sus verrucosus* in general proportions. *Propotamochoerus* differs from *Sus minor* even more than *Potamochoerus* and has no relationship to it.

In conclusion, the present writer cannot but substantiate his conclusions of twenty years ago: that *Sus minor* is closely related to the living Indonesian *Sus verrucosus* and *Sus celebensis,* and even more closely to the late Villafranchian *Sus strozzii,* of which it is a direct forerunner.

Geographical distribution

Suids of the size of *Sus minor* and possibly identical to it have been recorded from several Pliocene localities of Europe, Western Asia and North Africa. Hünermann (1971) gave the following list:

Spain: Alcoy (prov. Alicante)
France: Perpignan (Roussillon); Etouaires (Puy de Dôme)
Italy: Villafranca d'Asti (Piedmont)
Csechoslovakia: Ivanovice, Hajnačka
Hungary: Gödöllö (Pest)
Rumania: Baraolt (Trei Scane)
Turkey: Akça (Anatolia)
Egypt: Garet el Muluk (Natron Valley)

To this list should be added Kvabebi (Georgia) and four Italian localities:

Bra (Piedmont); (Dal Piaz 1930)
La Quercia (lacustrine basin of Barga, Tuscany): a first lower molar, unpublished
Pieve Fosciana (Tuscany): a second upper incisor, unpublished
Unknown locality, presumably from the Siena area (Tuscany): a skull, in the palaeontological museum of Siena.

The skull from Siena was mentioned by Stehlin (1900) and later by Azzaroli

(1954) in his synonymy of *Sus minor*, but was never described. It is a fine fossil. It is not deformed and the base of the skull is well preserved, but all the teeth except the right second molar have been broken off at the root. The anterior part of the muzzle is lacking and the skull roof has been largely destroyed, laying bare the natural endocasts of the brain cavity, of the frontal sinuses and of the cavity of the nose. Only the posterior root of the right zygomatic arch is preserved. The length of the upper molars (61 mm) agrees well with Rss. 70 (60 mm) and with K–15 (66 mm) and K–30 (64 mm). The root of the zygomatic arch, the bony palate and the muscular fossettes on the face agree in shape with those of *Sus minor* but the skull is shorter. The distance from the occipital condyles to the anterior margin of M^1 is 160 mm, while in Rss. 70 it is 185 mm. The anterior root of the zygomatic arch lies over M^3 and extends with a crest until M^2. The animal is fully grown and fairly old (M^2 is rather worn) but its sex is unknown. It is impossible therefore to tell whether the small size as compared to the male skulls of Perpignan and of Kvabebi is due to sex or to some other cause.

The geological age of the Siena skull is obviously unknown, but continental vertebrates with a similar fossilisation are not uncommon in the Pliocene sands and sandy clays around Siena.

Faunal relationships

As stated above, *Sus minor* is closely related to some living suids from Indonesia. On the other hand it has no relationship with the suidae that preceded it in Europe in the Miocene. Typical Vallesian suids are "*Hyotherium*" *palaeochoerus* (Kaup) and *Microstonyx antiquus* (Kaup); the Turolian is characterised by *Microstonyx major* (Gervais). These are all highly specialised suids, with very prominent jugals; the canines are rooted in both sexes and in *Microstonyx major* are secondarily reduced.

Sus minor appeared therefore in the Pliocene of Europe as an immigrant, and its relationship with the Indonesian suids makes it likely that it came from some area in Southern Asia.

Acknowledgements

The present study was supported by a grant from the Consiglio Nazionale delle Ricerche, Comitato per le Scienze Geologiche e Minerarie, Roma.

Summary

Three species of Suidae were described from the European Pliocene (= Ruscinian + Early Villafranchian): *Sus arvernensis, Sus provincialis* and *Sus minor.* Only *Sus minor* is well defined, being represented by some skulls. Former attributions of this species to the genera *Potamochoerus* and *Propotamochoerus* are rejected: the species belongs to *Sus* and is a close relative of the living Indonesian *Sus verrucosus* and *Sus celebensis. Sus arvernensis* is a "nomen dubium" and could possibly be a synonym of *Sus minor. Sus provincialis* is distinguished by its larger size but is also considered a "nomen dubium". *Sus minor* is an immigrant from Asia and is a forerunner of the Late Villafranchian *Sus strozzii.* Its range extends from Spain over France, Italy, Hungary Czechoslovakia, Rumania and outside Europe to Georgia and possibly to Northern Egypt.

Zusammenfassung

Bemerkungen über die pliozänen Suiden Europas

Drei Arten Suiden wurden aus dem Europäischen Pliozän (Ruscinium + Früh-Villafranchium) beschrieben: *Sus arvernensis, Sus provincialis* und *Sus minor.* Nur *Sus minor* ist klar definiert und ist durch einige Schädel vertreten. Früher angenommene Beziehungen dieser Art zu den Gattungen *Potamochoerus* und *Propotamochoerus* bestehen nicht: die Art gehört zu *Sus* und

ist mit den lebenden *Sus verrucosus* und *Sus celebensis* nahe verwandt. *Sus arvernensis* ist ein „nomen dubium" und ist möglicherweise ein Synonym von *Sus minor*. *Sus provincialis* unterscheidet sich durch eine größere Gestalt, ist jedoch auch als „nomen dubium" anzusehen. *Sus minor* ist ein Einwanderer aus Asien und ist ein Vorläufer der Spät-Villafrankischen Art *Sus strozzii*. Sein Lebensraum erstreckte sich von Spanien über Frankreich, Italien, Ungarn, Tschechoslowakei und Rumänien sowie außerhalb Europa bis Georgien und möglicherweise bis Nord-Ägypten.

References

Aguirre, E. (1974): Depresión de Granada. In: Coloquio Internacional sobre Biostratigrafia continental del Neógeno superior y Cuaternario inferior. Montpellier-Madrid: Libro Guia 1974.

Aguirre, E.; Alberdi, M. T.; Thaler, L.; Lopez, N.; Ruiz Bustos, A. (1974): Murcia-Granada. Ibid.

Azzaroli, A. (1954): Filogenesi e biologia di *Sus strozzii* e di *Sus minor*. Palaeontogr. Italica **48**, 41—76.

— (1970): Villafranchian Correlations based on Large Mammals. Giornale di Geol. **35**, 111—131.

— (in press): Late Miocene Interchange of Terrestrial Faunas across the Mediterranean. Boll. Soc. Geol. Ital. (Presented at the Meeting of the Italian Geological Society, Parma, October 1974).

Azzaroli, A.; Vialli, V. (1971): Villafranchian. Giorn. di Geol. **37**, 221—232.

Barbot de Marny, N. (1869): Geologicheskij Ocherk Khersonskoj Gubernii. St. Petersburg.

Croizet; Jobert (1828): Recherches sur les Ossemens Fossiles du Département de Puy-de-Dôme. Paris.

Dal Piaz, G. B. (1930): Sopra gli avanzi di un suide scoperti nel Pliocene superiore di Bra in Piemonte. Atti R. Accad. Sci. Torino **65**, 299.

De Bruijn, H. (1971): Pikermian. Giorn. di Geol. **37**, 157.

Depéret, Ch. (1885): Description Géologique du bassin Tertiaire du Roussillon. Ann. de Sci. Géol. **17**, 1—272.

Depéret, Ch. (1890): Les Animaux Pliocènes du Roussillon. Mém. Soc. Géol. France, Paléont., Tome 1, Mém. N° 3.

Fejfar, O. (1964): The Lower Villafranchian Vertebrates from Hajnačka near Filakovo in Southern Slovakia. Rozpr. Ustr. Ust. Geol. **30**, 1—117.

Gervais, P. (1859): Zoologie et Paléontologie Françaises. 2e. ed.

Hünermann, K. A. (1971): Die Plio-Pleistozaenen Wirbeltierfaunen von Hajnačka und Ivanovice (Slovakei), CSR. VII: *Sus minor* (Depéret). N. Jb. Geol. Pal., Mh. 1971, 213—230.

Kurtén, B. (1963): Villafranchian Faunal Evolution. Soc. Sci. Fennica, Comm. Biologicae 26, 3.

Marks, P. (1971): Turolian. Giorn. di Geol. **37**, 209—213.

— (1971): Vallesian. Ibid. 215—219.

Mottl, M. (1939): Die Mittelpliozäne Säugetierfauna von Gödöllö bei Budapest. Mitt. Jb. kgl. ungar. geol. Anst. **32**, 257—350.

Pilgrim, G. E. (1926): The Fossil Suidae of India. Mem. Geol. Surv. India (Palaeontologia Indica) N. S. 8, Mem. 4.

Schaub, S. (1943): Die oberpliozäne Säugetierfauna von Senèze (H. te Loire). Ecl. Geol. Helv. **36**, 270—289.

Stehlin, H. G. (1900): Über die Geschichte des Suiden-Gebisses. Abh. Schweiz. Pal. Ges. 26—27.

Thaler, L. (1966): Les Rongeurs Fossiles du Bas-Languedoc dans leurs Rapports avec l' histoire des Faunes et la Stratigraphie du Tertiaire d' Europe. Mém. Mus. Nat. d' Hist. Nat., N. S. Sér. C, Sciences de la Terre, T. 17.

Tobien, H. (1970): Biostratigraphy of the Mammalian Faunas at the Pliocene-Pleistocene boundary in Middle and Western Europe. Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol. **8**, 77—93.

Vekua, A. K. (1972): Kvabebskaia Fauna Akchagylskikh Pozvonochnykh. Moscow: Ed. Nauka.

Author's address: Prof. Dr. A. Azzaroli, Istituto di Geologia e Paleontologia dell' Università di Firenze, Via Lamarmora 4, I—50121 Firenze, Italia

Der caudale Rückenfleck des Waldlemmings, *Myopus schisticolor* L.[1]

Von C.-P. Claussen

Aus der Abteilung für Pathologie der Medizinischen Hochschule Lübeck
Direktor: Prof. Dr. A. Gropp

Eingang des Ms. 20. 2. 1975

Einleitung

Der Waldlemming, *Myopus schisticolor* L., zeigt auf der Dorsalseite einen rostbraungefärbten Fellfleck (= caudaler Rückenfleck), der geographisch in Größe und Ausdehnung zu variieren scheint (Miller 1912; Ognew 1948). In der Literatur zur vergleichenden Anatomie der Haut (von Eggeling 1931; Schaffer 1940; Schumacher 1931) finden sich bisher keine Hinweise über das Vorkommen des caudalen Rückenflecks beim Waldlemming. Lediglich vom norwegischen Lemming *Lemmus l. lemmus* L., ist eine sogen. „dorsale Hautdrüse“ (Wallin 1967) beschrieben. Da es sich bei *Myopus schisticolor* um ein ähnliches Rückendrüsenfeld wie beim Maulwurf (von Lehmann 1969) handeln könnte, ist es Ziel dieser Arbeit, auf Grund von histologischen Untersuchungen einmal genau die Struktur und die Funktion dieses Fellflecks zu klären.

Material und Methodik

Die histologischen Untersuchungen wurden an formolfixiertem Material ausgeführt, das einmal von Waldlemmingen aus der Zucht von F. Frank / Braunschweig, zum anderen aus Wildfängen von A. Gropp / K. Fredga (Lund/Schweden, 1973)[2] entstammte.

An 6 μ-dicken Paraffinschnitten von Hautproben aus 4 verschiedenen Hautarealen (Abb. 1) des dorsalen Rückenflecks und von Hautstücken aus anderen Regionen der Rückenhaut (für Vergleichsuntersuchungen) kamen folgende Färbungen zur Anwendung[3]: Htx-Eosin (H. E.), Goldners's Trichomfärbung, Versilberung nach Gomori, Elastica n. Weigert-Moore.

Topographie und mikroskopische Anatomie des Rückenflecks

Bei allen von uns untersuchten, adulten Waldlemmingen befindet sich der Rückenfleck caudal im unteren Drittel des Rückens und reicht fast bis zur Schwanzwurzel (Abb. 1). Er hebt sich deutlich bei ♂♂ und ♀♀ in gleicher Weise als rostbrauner, normal behaarter Fleck, in den zahlreiche längere Haare mit braunen Spitzen (= Melanineinlagerungen) eingestreut sind, vom übrigen grauen Fell ab. Ein Geschlechtsdimorphismus scheint auch bei Jungtieren nicht zu bestehen.

Wie histologische Vergleichsuntersuchungen mit anderen Proben der Rückenhaut des Waldlemmings ergaben, zeichnet sich der Rückenfleck (Abb. 1) durch das aus-

[1] Herrn Professor H. Hamperl (Bonn) zum 75. Geburtstag gewidmet.

[2] Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Gr. 71/34).

[3] Für die technische Hilfe danke ich Frau L. Ahrens.

Z. Säugetierkunde 40 (1975) 368—371

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7



Abb. 1. Die vier verschiedenen Hautareale, denen die Hautproben für die histologischen Untersuchungen entnommen wurden

schließliche Vorkommen von Ansammlungen einzelner, z. T. verzweigter und stark vergrößerter Haarbalgdrüsen (= Gll. sebaceae) aus, die unregelmäßig verteilt in den oberen Partien des Stratum reticulare des Corium liegen (Abb. 2, 3 und 4). Zusätzliche apokrine Drüsen, die gelegentlich am Rande von solchen spezialisierten Hautfeldern vorkommen (von LEHMANN 1969), konnten hier nicht beobachtet werden. Jeweils 1—2 jener Gll. sebaceae münden in den Haartrichter eines Haarbalges, und zwar meistens kurz unterhalb der Epidermis im Stratum papillare. Diese Talgdrüsen sind dem Haarbalg angelagert und besitzen oft eine ovale bis kegelige Gestalt. Ihr Ausführungsgang ist recht kurz und wird von einem geschichteten Plattenepithel (= Fortsetzung der äußeren Wurzelscheide des Haares) ausgekleidet. Diese geht allmählich in das Drüsenepithel über. Die Grenze zwischen Talgdrüsenkörper und Ausführungsgang ist nicht scharf. Die Gll. sebaceae des Waldlemmings scheinen demnach aus der äußeren Wurzelscheide einer Haaranlage hervorzugehen (HORSTMANN 1957; CLAUSSEN und JUNGIUS 1973). Vergleiche mit benachbarten Hautpartien zeigten, daß die Haare, mit deren Anlagen diese Talgdrüsen im Zusammenhang stehen, häufig zu 2er bis 4er Gruppen geordnet liegen.

In ihrer histologischen Struktur weisen die Haarbalgtalgdrüsen, die ein makroskopisch nicht sichtbares Sekret nach dem holokrinen Typus sezernieren, keine besondere Gliederung auf: sie setzen sich aus einem mehrschichtigen Drüsenepithel zusammen, dem ein eigentliches Lumen fehlt (Abb. 2, 3 und 4).

Um die einzelnen Drüsen liegen zahlreiche kollagene Fasern. Elastische Fibrillen bilden eine zwar schmale, jedoch recht dichtfaserige, netzartige Umhüllung (Abb. 2 und 4). Weiterhin finden sich im Bereich der Drüsen vereinzelte Mastzellen und Fibrocyten, die besonders durch ihr weitverzweigtes Cytoplasma auffallen.

Öfters grenzen die Gll. sebaceae so an den M. arrector pili, daß nur wenige kollagene Faserbündel den Muskel von der Drüse trennen. Fast immer

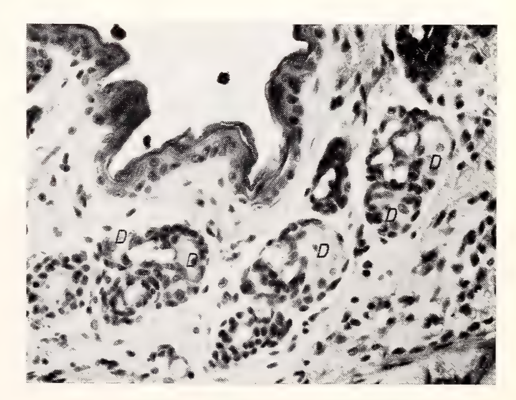


Abb. 2. Gll. sebaceae um Haarbälge (quer). GOLDNERS Trichom, 25 x Objektiv/Durchlicht. D = Talgdrüse

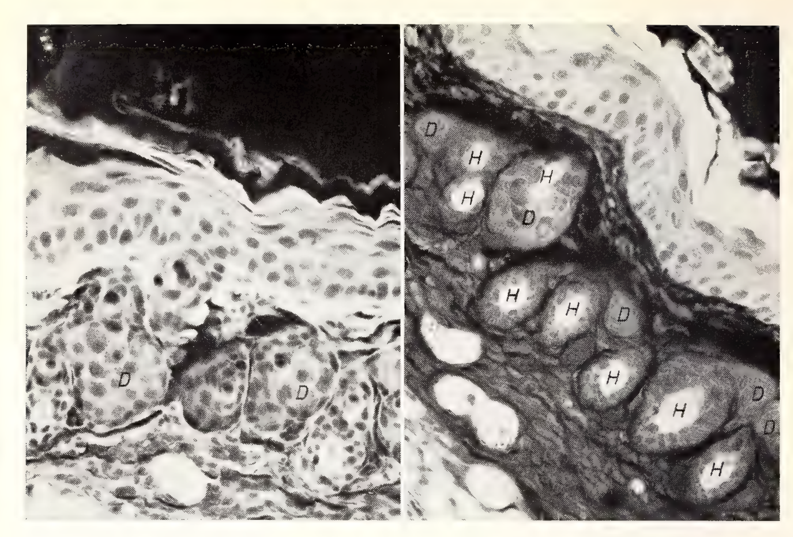


Abb. 3 (links) Gll. sebaceae (puer). H.-E., 25 x Objektiv/Auflichtfluoreszenz. D = Talgdrüse. — *Abb. 4 (rechts)* Gll. sebaceae (quer). Elastica, 25 x Objektiv/Auflichtfluoreszenz. D = Talgdrüse, H = Haar

kommen an den Haarbalgtalgdrüsen mehrere Arteriolen und Kapillaren vor, die dicht an die peripheren Drüsenepithelien herantreten. Ferner lassen sich die Lymphgefäße in der Nähe der Gll. sebaceae beobachten. Im umgebenden Bindegewebe, nicht jedoch innerhalb des Drüsengewebes, sind einige Gefäß-Nerven-Bündel sowie einzelne Nerven anzutreffen.

Diskussion

Der caudale Rückenfleck vom *Myopus schisticolor* L. stellt nach den vorliegenden histologischen Befunden ein begrenztes Drüsenfeld mit olfaktorischer Wirkung dar (Wallin 1967; von Lehmann 1969). Bei den an die Fellhaare gebundenen Hautdrüsen handelt es sich um Ansammlungen von stark vergrößerten Haarbalgtalgdrüsen (Gll. sebaceae), die nach dem holokrinen Typus sezernieren. Ein makroskopisch sichtbares Sekret konnte freilich auch bei Käfigbeobachtungen nicht festgestellt werden (Frank 1974).

Mit Hilfe des dorsalen Drüsenfeldes scheint eine diffuse Duftstoffverteilung stattzufinden. Allerdings ist man hierbei auf Vermutungen angewiesen. So können z. B. die makroskopisch nicht sichtbaren Sekrete beim Laufen durch die Bodenvegetation (wobei ein oben geschlossenes Tunnelsystem im Moos geschaffen wird) oder bei der Nahrungsaufnahme im Moos abgestreift werden. Ähnliches geschieht ja auch beim norwegischen Lemming *Lemmus l. lemmus* (Wallin 1967), der das Sekret seiner „dorsalen Hautdrüse" in der Streuschicht (unter Ausnutzung der natürlichen Hohlräume!) abstreift oder beim Maulwurf, der als extrem subterranes Tier das Sekret seiner Rückendrüsen in den engen Erdgängen abstreicht (von Lehmann 1969).

Frank (1974) meint, daß es sich bei *Myopus* um eine Markierung des Moostunnelsystems und der Hohlräume unter Baumstubben und gefallenen Bäumen zum Eigenbedarf handelt: Das Individium, das in diesem System sozusagen blind laufen muß, erkennt seine eigenen Gänge am Geruch, der sich wahrscheinlich zum häufiger belaufenen Nestbereich hin verstärkt! Auch vermögen die Jungen auf diese Weise das Gangsystem der Mutter zu erkennen.

Zusammenfassung

Zusammenfassend zeigen die vorliegenden Untersuchungen zur Histologie des sog. Rückenflecks vom Waldlemming folgende Ergebnisse:

1. Der sog. Rückenfleck befindet sich caudal im unteren Drittel des Rückens und hebt sich bei ♂♂ und ♀♀ als rostbrauner, normaler behaarter Fleck, in den zahlreiche längere Haare mit braunen Spitzen eingestreut sind, vom übrigen grauen Fell ab.
   Das histologische Bild zeigt Ansammlungen von stark vergrößerten Haarbalgtalgdrüsen (Gll. sebaceae), die nach dem holokrinen Typus ein makroskopisch nicht sichtbares Sekret sezernieren.
2. Mit Hilfe des caudalen Rückenflecks scheint eine diffuse Duftstoffverteilung beim Laufen in der Bodenvegetation stattzufinden. Nach Frank (1974) handelt es sich dabei vermutlich um eine „Markierung zum Eigenbedarf".

Summary

The dorso-caudal fur-patch of the wood lemming, Myopus schisticolor L.

The localization and the microscopic anatomy of the dorso-caudal fur-patch of the wood lemming have been examined.

1. The dorso-caudal fur-patch is a very distinct feature in the posterior back of all male and female animals. This area is of rusty cinnamon colour and consists of abundant elongated hairs with brown tips. Histologically this fur-patch shows an accomulation of extremely enlarged sebaceous glands (gll. sebaceae), which produce a non-visible secretion of the holocrine type.
2. The dorso-caudal fur-patch seems to assist in the spreading of a scent as the animal moves through the underground. According to Frank (pers. com., 1974) this secretion is a „signalling system for individual needs".

Literatur

Claussen, C.-P.; Jungius, H. (1973): On the Topography and Structure of the so-called Glandular Subauricular Patch and the Inguinal Gland in the Reedbuck. Z. Säugetierkunde **38**, 97—109.

Eggeling, H. v. (1931): Hautdrüsen. In: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Bd. 1 (Hrsg.: Bolk; Göppert; Kalljus; Lubosch) Berlin und Wien: Urban & Schwarzenberg.

Frank, F. (1974): mündl. Mitteilung

Hamperl, H. (1926): Über Anal- und Circumanaldrüsen. 4. Mitteilung: Insektivoren. Z. wiss. Zool. **127**, 570—689.

Horstmann, E. (1957): Die Haut. In: Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen. Band III/3 (Ergänzung zu Band III/1). S. 1—276. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer-Verlag.

Lehmann, E. von (1969): Die Rückendrüse des Europäischen Maulwurfs *(Talpa europaea).* Säugetierkunde **34**, 358—361.

Miller (1912): Mammals of Western Europa.

Montagna, W. (1962): The structure and function of skin. 2 ed. New York and London: Academic Press.

Morris, D. (1965): The mammals. London: Hodder and Stoughton.

Mykytowycz, R. (1972): The behavioural Role of the Mammalian Skin Glands. Die Naturwissenschaften **59**, 133—139.

Ognew (1948): Säugetiere der UdSSR und angrenzender Länder. (Engl. Übersetzung: Jerusalem, 1963).

Schaffer, J. (1940): Die Hautdrüsenorgane der Säugetiere. Berlin und Wien: Urban-Schwarzenberg.

Schumacher, S. v. (1931): III. Integument der Mammalier. Vergleich. Anatomie der Wirbeltiere. Bd. 1. Handb., 449—504. Berlin-Wien.

Wallin, L. (1967): The Dorsal Skin Gland of the Norwegian Lemming, *Lemmus l. lemmus* (L.), Z. Morph. Ökol. Tiere **59**, 83—90.

Wynne-Edwards, V. C. (1962): Animal dispersion in relation to social behaviour. Edinbourgh and London: Oliver & Boyd Ltd.

Anschrift des Verfassers: Dr. Claus-Peter Claussen, Abt. für Pathologie der Med. Hochschule Lübeck, D-2400 Lübeck, Kronsforder Allee 71—73

Zur Kennzeichnung der spanischen Schermaus *(Arvicola terrestris monticola* de Sélys Longchamps, 1838)

Von H. Engels

Eingang des Ms. 20. 2. 1975

In Gewöllen der Schleiereule *(Tyto alba)* aus der Umgebung von Llanes (Santander, Spanien) aus dem Jahre 1973 fanden sich 368 meist gut erhaltene Gesichtsschädel von Schermäusen *(Arvicola terrestris)*. Sie dürften zur Unterart *A. t. monticola* de Sélys Longchamps gehören, die aus den zentralen Pyrenäen beschrieben worden ist. Wie weit beide Populationen übereinstimmen, kann zur Zeit aus Mangel an Pyrenäenmaterial nicht geklärt werden. Dagegen war mir ein Vergleich mit westalpinen *A. t. exitus* Miller, 1910 möglich, von denen mir die Herren Prof. Dr. E. von Lehmann und Dr. F. Krapp, Museum A. Koenig, Bonn, etwa 70 Schädel aus Liechtenstein, Interlaken und Freiburg in der Schweiz zur Verfügung stellten. Außerdem konnte ich 13 Bälge und Schädel aus Kantabrien (Coll. J. Niethammer) einbeziehen.

Nach Miller (1912) sind *monticola* und *exitus* ähnlich, doch zeichnet sich *monticola* durch größere Gehörkapseln und eine gestrecktere, stärker verengte orale Schleife des M_1 aus. „Like *Arvicola scherman exitus*, but auditory bullae usually larger and more evenly inflated, and first lower molar with anterior loop longer and narrower than in the Alpine form".

Dagegen möchte Niethammer (1964) *monticola* und *exitus* zusammenziehen, und auch nach Reichstein (1963) bestehen kaum Unterschiede. In der Tat sind die von Miller genannten Unterschiede auch in dem mir vorliegenden Material nicht zu bestätigen. Dafür ergaben sich anderweitig Differenzen, die hier dargestellt seien:

1. Die spanischen Tiere sind im Durchschnitt kleiner. Das kommt sowohl in der Kopfrumpflänge wie auch in der Condylobasallänge zum Ausdruck. So fand E. von Lehmann bei 7 Tieren aus Interlaken im Mittel 149 mm Kopfrumpflänge, Tab. 2 ergibt für N = 13 aus Nordspanien nur 142 mm. Die Condylobasallänge ist nach Tab. 2 bei *monticola* maximal 35,2 mm, bei exitus 37,0 mm. Zwar ist es nicht gewiß, ob beide Gruppen im Alter exakt vergleichbar sind. Die ähnliche Verteilung altersparallel sich ändernder Merkmale wie der Form der Supraorbitalleisten spricht aber dafür.
2. Das Schmelzschlingenbild der dritten oberen Molaren (M^3) unterscheidet sich etwas. Es kann vier oder fünf Dentinfelder enthalten. Abb. 1 zeigt als Extreme die Bilder

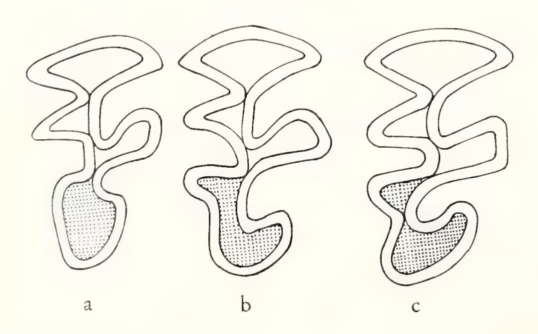


Abb. 1. Schmelzschlingenmuster des M^3 bei spanischen und alpinen *Arvicola terrestris* — a. letztes Feld des M^3 einfach gestaltet; b. letztes Feld in beginnender Abschnürung; c. letztes Feld abgeschnürt

Z. Säugetierkunde 40 (1975) 372—377

ISSN 0044--3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

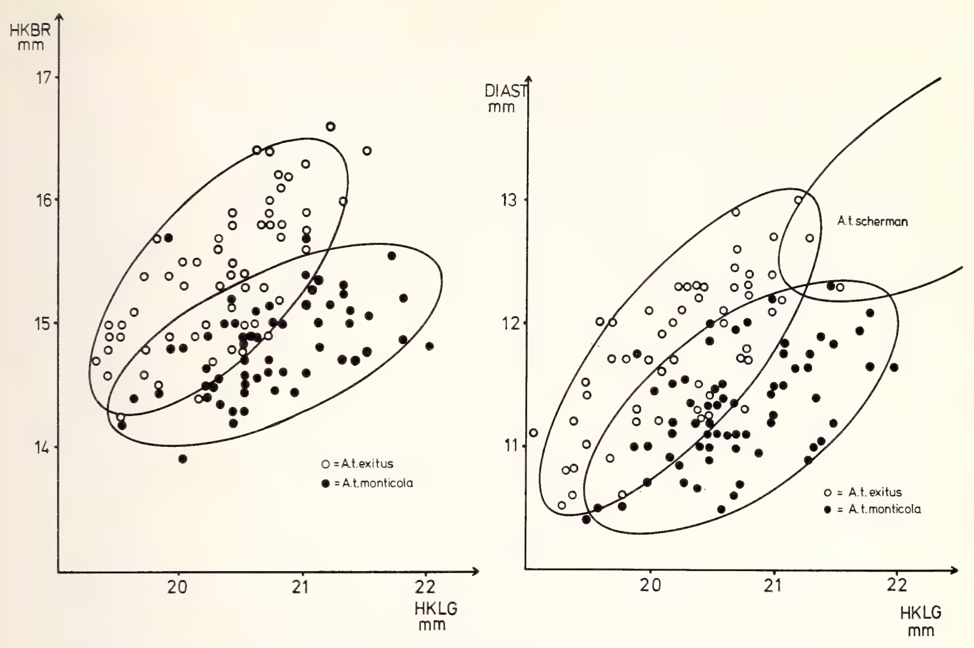


Abb. 2 (links). Häufigkeitsellipsen: Hirnkapselbreite gegen Hirnkapsellänge bei den ssp. *monticola* (schwarze Kreise) und ssp. *exitus* (weiße Kreise). — *Abb. 3 (rechts)* Häufigkeitsellipsen: Diastemalänge gegen Hirnkapsellänge bei den ssp. *monticola* (schwarze Kreise), ssp. *exitus* (weiße Kreise) und ssp. *scherman* (aus Reichstein, 1963)

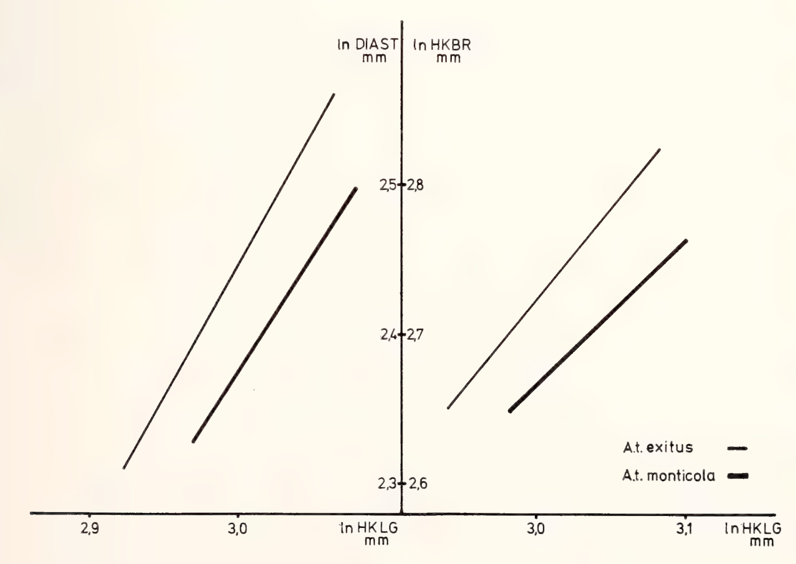


Abb. 4. Allometriegeraden: Diastemalänge gegen Hirnkapsellänge und Hirnkapselbreite gegen Hirnkapsellänge bei den ssp. *monticola* und ssp. *exitus*.

Diastemalänge / Hirnkapsellänge	*monticola*	y = 1.56 x — 2.32
	exitus	y = 1.73 x — 2.74
Hirnkapselbreite / HkLg	*monticola*	y = 0.98 x — 0.26
	exitus	y = 1.22 x — 0.94

a und c und eine Übergangsform b, Tab. 3 die Häufigkeiten in den beiden Populationen. Danach ist die komplexe Variante bei *monticola* wesentlich häufiger als bei *exitus* (gesichert bei $p < 0,1\,\%$, $Chi^2 = 30,9$, $F = 2$).

3. Zwischen den Unterarten *monticola* und *exitus* bestehen gesicherte Proportionsunterschiede: *exitus* hat — gemessen an der Hirnkapsellänge — relativ längere Diastemata und relativ breitere Hirnkapseln (Abb. 2 und 3). Für die in Abb. 2 und 3 dargestellten Punkteschwärme ergeben sich die Allometriegeraden (reduzierte Hauptachsen) der Abb. 4. Ihr Abstand entspricht zumindest dem zwischen verschiedenen Unterarten von *Arvicola terrestris* sonst gefundenen (Reichstein 1963). Deshalb halte ich es für gerechtfertigt, *Arvicola terrestris monticola* als von *A. t.* exitus verschiedene Unterart beizubehalten.

Danksagung

Mein Dank gilt Herrn Prof. Dr. Jochen Niethammer und Herrn Dr. Hans Reichstein für die Durchsicht meines Manuskripts und Bereitstellung ihres Sammlungsmaterials. Herrn Dr. Franz Krapp danke ich für Arvicola-Schädel aus der Schweiz und Herrn Prof. Dr. E. von Lehmann für Unterstützung bei der Bearbeitung des Materials aus dem Museum A. Koenig, Bonn.

Zusammenfassung

Arvicola terrestris aus Nordspanien wird mit Material aus den Alpen verglichen. Die alpine Form ist geringfügig größer, sie zeichnet sich außerdem durch relativ lange Diastemata und relativ breite Hirnkapseln aus. Der dritte obere Molar tendiert bei der spanischen Form zu einem komplexeren Muster. Daher scheint es gerechtfertigt, alpine und iberische *Arvicola terrestris* als verschiedene Unterarten *A. t. exitus* Miller, 1910 und *A. t. monticola* de Sélys Longchamps, 1838 aufrecht zu erhalten.

Summary

On the water vole Arvicola terrestris monticola de Sélys Longchamps, 1838 of Spain

Arvicola terrestris from northern Spain are compared with those from the western Alps. The Alpine specimens are somewhat larger on average. (Head and body length, condylobasal

Tabelle 1

Körpermaße spanischer *Arvicola terrestris*

Nr.	Herkunft	Datum	sex	K+R	S	HF	Ohr	Gewicht	Bemerkungen
3634	Reinosa	5. 8. 68	♀	155	66	25,0	13,0	90	HP
3635	Reinosa	6. 8. 68	♀	150	65	23,5	—	80	säugend
3641	Pic. de Europa	7. 8. 68	♀	155	64	24,0	14,0	98	HP; säugend
3643	Riano	8. 8. 68	♂	135	67	25,0	13,5	80	HP; Hod. ∅: 10 mm
3648	Riano	8. 8. 68	♀	140	61	24,0	14,5	101	HP; 2 gr. E.
3654	Riano	9. 8. 68	♂	145	71	25,5	14,0	92	HP
3679	Reinosa	12. 8. 68	♀	145	(53)	23,5	12,0	88	HP; 3 kl. E.
3680	Reinosa	12. 8. 68	♀	130	62	24,0	12,0	70	HP
3681	Reinosa	12. 8. 68	♀	132	58	23,5	12,0	75	HP
3682	Reinosa	12. 8. 68	♂	138	64	24,5	12,0	82	HP
3683	Reinosa	12. 8. 68	♀	135	61	25,5	12,0	—	
3684	Reinosa	12. 8. 68	♀	145	71	24,0	12,0	111	HP; 4 E.

[KR = Kopf-Rumpflänge, S = Schwanzlänge, HF = Hinterfußlänge, Gew = Gewicht in g, HP = Haarwechsel, E = Embryonenzahl, alle Maße in mm]

Tabelle 2

Schädelmaße nordspanischer und alpiner *Arvicola terrestris*

Nr.	Herkunft	CbLg.	Diast.	HkBr.	HkH.	JbBr.	HkLg.	OZR.	ForI.	NasBr.	IBr.	MastBr.	Supraorbl.
3634	Riano	34,6	12,2	15,7	10,5	20,8	21,0	8,4	6,0	3,6	4,6	16,2	genähert
3635	Reinosa	34,1	11,8	—	10,2	21,0	21,5	8,1	5,4	3,8	4,7	15,7	verschmolzen
3643	Riano	34,4	11,6	15,3	10,6	20,4	21,3	8,2	4,8	3,7	4,5	15,4	verschmolzen
3648	Riano	34,0	11,4	15,1	10,1	20,1	21,3	8,0	5,2	3,9	4,6	15,4	getrennt
3654	Riano	34,8	11,8	15,0	10,2	21,0	21,1	8,6	5,5	4,0	4,7	16,3	genähert
3679	Reinosa	34,1	12,0	15,3	10,6	20,5	20,8	8,3	4,3	3,8	4,5	15,5	verschmolzen
3680	Reinosa	32,4	11,1	15,2	10,5	19,9	20,5	8,1	4,5	3,5	4,7	15,2	getrennt
3681	Reinosa	32,8	11,1	15,3	10,2	20,3	20,6	8,2	4,6	3,6	4,5	15,3	getrennt
3682	Reinosa	32,4	11,2	15,1	10,6	20,0	21,0	8,1	4,5	3,7	4,6	14,7	getrennt
3683	Reinosa	32,9	11,3	14,8	10,0	19,8	20,3	8,3	5,2	3,7	4,1	15,1	genähert
3684	Reinosa	35,0	11,7	15,6	10,6	21,2	19,9	9,2	5,0	3,9	4,3	15,7	verschmolzen
412	Llanes	32,4	10,7	15,0	—	19,9	20,7	8,7	4,7	3,2	4,5	14,7	verschmolzen
413	Llanes	32,3	10,9	14,4	9,7	20,0	20,2	8,9	5,5	3,6	4,5	14,8	verschmolzen
414	Llanes	32,0	10,6	14,6	10,8	20,0	20,7	8,4	5,1	4,1	4,3	14,7	getrennt
415	Llanes	34,3	11,6	15,1	10,6	21,9	21,2	8,7	4,7	3,8	4,4	15,5	verschmolzen
416	Llanes	33,3	11,4	15,0	10,0	21,0	20,2	8,6	4,5	4,1	4,5	14,9	verschmolzen
417	Llanes	34,5	11,7	15,2	10,4	22,0	21,3	8,9	4,8	4,1	4,5	15,3	verschmolzen
418	Llanes	32,8	11,1	14,4	9,6	20,5	20,7	8,4	5,0	3,7	4,5	15,1	genähert
419	Llanes	33,1	10,9	14,7	9,5	20,9	21,3	8,9	5,8	4,1	4,6	15,3	genähert
420	Llanes	32,8	10,9	14,5	10,7	19,9	20,5	8,7	6,1	4,0	4,7	14,9	genähert
426	Llanes	35,0	12,3	15,0	10,0	22,0	21,5	8,9	5,8	4,4	4,5	—	verschmolzen
427	Llanes	34,3	11,5	15,3	10,3	21,4	21,0	9,0	5,8	4,2	4,3	15,7	verschmolzen
429	Llanes	34,9	11,7	15,0	10,1	21,2	21,1	8,9	5,0	4,1	4,5	15,1	verschmolzen
430	Llanes	34,4	11,9	15,5	10,6	22,2	21,7	8,6	5,8	4,0	4,5	15,9	verschmolzen

Tabelle 2 (Fortsetzung)

Nr.	Herkunft	CbLg.	Diast.	HkBr.	HkH.	JbBr.	HkLg.	OZR.	ForI.	NasBr.	IBr.	MastBr.	Supraorbl.
598	Interlaken	35,2	12,4	16,2	11,2	21,8	20,8	8,9	4,7	3,9	4,4	16,1	genähert
599	Interlaken	35,9	12,9	16,4	10,5	22,4	20,7	8,1	6,1	4,0	4,6	16,7	verschmolzen
610	Interlaken	33,7	11,6	15,8	10,6	20,7	20,7	8,1	5,2	3,9	4,4	15,5	verschmolzen
611	Interlaken	35,6	12,3	16,4	10,7	23,6	21,5	8,8	4,7	4,7	4,7	16,9	verschmolzen
613	Interlaken	37,0	12,7	16,0	11,5	23,6	21,3	8,9	5,4	4,4	4,3	16,4	verschmolzen
614	Interlaken	36,8	12,7	16,3	11,0	23,2	21,0	8,8	5,1	4,4	4,6	17,1	verschmolzen
615	Interlaken	33,3	11,7	15,5	10,4	20,5	20,0	7,7	5,0	3,9	4,5	14,8	verschmolzen
619	Interlaken	35,6	12,6	16,0	—	21,9	—	8,3	5,7	4,3	4,3	15,6	verschmolzen
620	Interlaken	34,4	12,4	16,0	10,4	—	20,7	8,0	5,2	4,1	4,7	16,1	genähert
621	Interlaken	32,9	11,1	16,0	10,8	—	—	8,2	5,2	3,9	4,4	15,2	getrennt
622	Interlaken	35,2	12,1	15,9	11,5	—	21,0	8,6	4,9	4,0	4,6	16,0	verschmolzen
627	Interlaken	33,7	11,7	15,8	10,2	20,4	20,8	8,0	5,5	4,1	4,5	15,2	genähert
628	Interlaken	34,4	12,3	15,3	11,1	22,0	20,3	8,4	5,5	4,2	4,3	15,8	verschmolzen
637	Interlaken	34,7	12,3	15,9	10,3	21,8	20,4	8,2	4,9	4,2	4,7	15,5	verschmolzen
639	Interlaken	36,4	13,0	16,6	11,5	22,8	21,2	8,5	5,6	4,3	4,6	16,6	verschmolzen
640	Interlaken	34,5	12,0	16,4	10,7	—	20,6	8,2	5,1	4,1	4,4	15,7	genähert
641	Interlaken	34,0	11,9	15,6	10,9	22,4	20,1	8,1	5,2	4,2	4,4	15,9	verschmolzen
642	Interlaken	34,9	12,3	16,2	11,0	21,8	20,8	8,3	4,6	4,0	5,0	16,2	genähert
999	Liechtenstein	35,4	12,2	15,6	10,8	22,2	21,0	9,1	5,2	4,0	4,5	15,9	genähert
1025	Liechtenstein	32,7	11,1	15,0	11,3	—	20,5	8,4	5,7	3,4	4,6	14,6	genähert
1028	Liechtenstein	32,5	11,7	15,7	10,3	20,6	19,8	8,3	4,6	3,8	4,6	14,8	genähert
1031	Liechtenstein	34,2	12,2	15,2	10,8	21,3	20,4	7,9	4,9	4,2	4,2	15,2	verschmolzen
1033	Liechtenstein	35,1	12,4	15,8	11,1	22,5	21,0	8,3	5,9	4,0	4,3	16,2	verschmolzen
1034	Liechtenstein	33,6	12,0	14,7	10,2	20,4	20,2	8,1	4,5	3,7	4,2	15,0	genähert

[CbLg = Condylobasallänge, HkBr = Hirnkapselbreite, gemessen über den hinteren Jochbogenansätzen, HkH = Hirnkapselhöhe, gemessen die Höhe der Schädelkapsel über der Synchrondrosis sphenoccipitalis, Diast = Diastemalänge, JbBR = Jochbogenbreite, HkLg = Hirnkapsellänge, gemessen der Abstand zwischen dem oberen Rand der Siebbeinplatte (Lamina cribrosa) und dem oberen Rand des Foramen magnum, OZR = Obere Zahnreihenlänge, UZR = Untere Zahnreihenlänge, For I-Länge des Foramen incisivum, NasBr = Nasaliabreite, gemessen die größte Breite der Nasalia, IBr = Interorbitalbreite, MastBr = Mastoidbreite, Supraorbl = Abstand der Supraorbitalleisten, alle Maße in mm]

Tabelle 3

Häufigkeit der Schmelzschlingenvarianten des M^3 bei *A. t. monticola* und *A. t. exitus*

(Abkürzungen wie in Abb. 1)

	a	b	c	N
A. t. monticola	10	15	30	55
A. t. exitus	40	7	10	57

Tabelle 4

Mandibelmaße nordspanischer *Arvicola terrestris*

Nr.	MdLg.	UZR.	M_1	TMd.	Nr.	MdLg.	UZR.	M_1	TMd.
3634	23,20	9,00	3,83	5,20	—	21,80	8,40	3,70	4,80
3643	22,70	8,00	3,50	4,65	—	23,35	9,25	4,04	5,10
3648	22,60	8,30	3,50	4,90	—	22,10	8,60	3,90	5,00
3654	23,15	8,30	3,81	5,40	—	19,90	8,05	3,49	4,70
3679	23,20	8,50	3,58	5,00	—	22,75	8,65	3,74	5,20
3680	21,60	8,10	3,58	4,60	—	21,80	8,40	3,66	4,90
3681	22,30	8,15	3,66	5,00	—	22,80	9,00	3,96	4,80
3682	21,80	8,10	3,50	4,65	—	22,50	8,65	3,79	5,15
3683	22,25	8,20	3,62	4,65	—	23,35	9,15	3,92	5,10
3684	24,10	9,10	3,92	5,50	—	21,60	8,70	3,83	4,60
—	21,05	8,25	3,66	4,80	—	22,70	8,65	3,92	4,90
—	23,35	8,70	3,79	5,55	—	22,30	8,50	3,66	4,90

[MdLg = Mandibellänge, gemessen der Abstand vom aboralsten Punkt des Proc. condylicus zum oralsten Punkt der Mandibel, TMd = Tiefe der Mandibel, gemessen unter dem M_2; M_1 = Länge des M_1, gemessen an der Alveole, alle Maße in mm]

length . . .) Beyond that there are significant differences in the relativ length of the diastema and relative width of the braincase. The third upper molar tends to be more complex in the Spanish population. Therefore it is justified to consider the Alpine and the Iberian *Arvicola terrestris* to represent different subspecies *A. t. exitus* Miller, 1910 and *A. t. monticola* de Sélys Longchamps, 1838.

Literatur

Ellerman, J. R.; Morrison-Scott, T. C. S. (1951): Checklist of Palaearctic and Indian Mammals 1758 to 1946. Trustees of the British Museum, London 810 pp.

Lehmann, E. v. (1963): Die Säugetiere von Liechtenstein. Jahrb. Hist. Verein Fürstentum Liechtenstein **62**, 159—362.

Miller, G. S. (1912): Catalogue of the Mammals of Western Europe. Trustees of the British Museum, London, 1019 pp.

Niethammer, J. (1964): Ein Beitrag zur Kenntnis der Kleinsäuger Nordspaniens. Z. Säugetierkunde **29**, 193—220.

Reichstein, H. (1963): Ein Beitrag zur systematischen Gliederung des Genus *Arvicola* Lacépède, 1799. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **1**, 155—204.

Röhrs, M. (1961): Allometrie und Systematik. Z. Säugetierkunde **26**, 130—137.

Zimmermann, K. (1955): Die Gattung *Arvicola* Lac. im System der Microtinae. Säugetierkundl. Mitt. **3**, 110—112.

Anschrift des Verfassers: Horst Engels, D-5205 St. Augustin 1, Ulmenweg 6

Vom Suchbildverhalten des Frettchens *(Putorius furo)* beim Beutefang

Von R. Apfelbach und K. Ebel[1]

Eingang des Ms. 3. 3. 1975

Das Beutefangverhalten eines Raubtieres kann man in mehrere Phasen unterteilen, deren erste das Suchen von Beute ist. Die Frage, an welchen Reizen ein Raubtier seine Beute erkennt, war von verschiedenen Autoren bearbeitet worden (z. B. Leyhausen 1956; Räber 1944; Wüstehube 1960). Apfelbach (1973) konnte zeigen, daß beim Frettchen für das Suchverhalten olfaktorische Reize eine überragende Rolle spielen. Wie weitere Versuche zeigten, genügten olfaktorische Reize zwar, um das Suchverhalten auszulösen, doch waren visuelle Reize notwendig, um das Beutefangverhalten auf ein bestimmtes Objekt zu lenken. Als visuelle Reize konnten alle Objekte dienen, solange sie eine bestimmte Größe nicht überschritten und sich mit einer Geschwindigkeit von 25 bis 45 cm/sec bewegten.

Uns interessierte als nächstes die Frage nach der durchschnittlichen Suchdauer unter standardisierten Versuchsbedingungen. Als Suchdauer definierten wir dabei die Zeit vom Einsetzen eines Frettchens in eine Versuchsanlage, bis zum ersten Kontakt mit einer sich dort freibewegenden Beute. Um die Suchdauer zu ermitteln, brachten wir die Frettchen in eine Versuchsarena von 2 m Durchmesser und einer seitlichen Um-

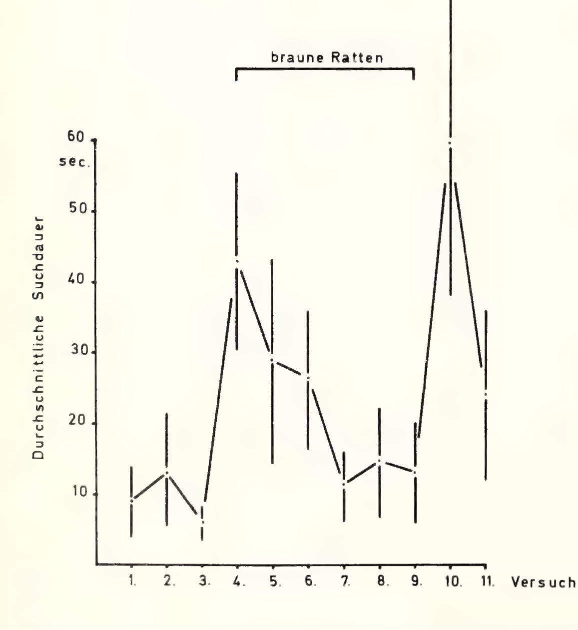


Abb. 1. Suchdauer für weiße und braune Laborratten. Jeder Versuch gibt den Mittelwert und die Standardabweichung von 6 Einzelversuchen an

[1] Mit Unterstützung der DFG.

Z. Säugetierkunde 40 (1975) 378—379

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

randung von 50 cm, um das Herausspringen von Beute oder Räuber zu verhindern. Erst nachdem sich das Beutetier für mindestens 10 min in der Arena befand, setzten wir ein Frettchen zu und protokollierten das Verhalten beider Tiere.

Unsere erste Beuteart war die weiße Laborratte. Nach über 30 Versuchen mit 6 Frettchen errechnete sich die durchschnittliche Suchdauer beuteerfahrener und mit dieser Beuteart vertrauter Tiere mit 9,1 sec. Nach diesen Versuchen ersetzten wir diese Beuteart mit braunen Laborratten. Die durchschnittliche Suchdauer erhöhte sich daraufhin auf 42,3 sec. Dieses Ergebnis war statistisch signifikant mit $p = 0{,}006$ (Man-Whitney-U-Test). Das Suchverhalten war deutlich verändert. Das Beutetier wurde zwar bemerkt und beobachtet, doch war kein wie gewöhnlich zielstrebiges Verfolgen der Ratte gegeben; die Ratte wurde eher zögernd angegangen. Erst im Verlauf von 3 weiteren Versuchen verkürzte sich die durchschnittliche Suchdauer auf ungefähr den Ausgangswert mit den weißen Ratten.

Nach insgesamt 6 Versuchen mit jedem Frettchen boten wir erneut weiße Laborratten. Die durchschnittliche Suchdauer erhöhte sich daraufhin signifikant auf 59,5 sec. ($p = 0{,}002$). Erst im Verlauf weiterer Versuche fand eine Verkürzung der Suchdauer auf ihren ursprünglichen Ausgangswert statt.

Das Verhalten der Frettchen möchten wir dahingehend interpretieren, daß sie durch Gewöhnung an den Versuch eine ganz bestimmte Situation in der Arena erwarteten. Diese Erwartung traf in dem Versuch mit der ersten braunen Ratte nicht ein, was sich in einer Verlängerung der Suchzeit zeigte. In der Folge fand eine Anpassung an diese veränderte Situation statt. Dieses Ergebnis zeigt, daß adäquate Reize das Beutefangverhalten zwar auslösen, doch keine stereotype Reaktion verursachen. Die Frettchen haben vielmehr ein Suchbildverhalten beim Beutefang, wie es von anderen Räubern ebenfalls bekannt wurde (Croze 1970).

Zusammenfassung

Die durchschnittliche Suchzeit der Frettchen für eine bestimmte Beuteart ist unter standardisierten Bedingungen konstant. Die Suchzeit ist jedoch deutlich erhöht, wenn eine andere als die erwartete Beuteart geboten wird. Das Verhalten der Frettchen entspricht damit einem Suchbildverhalten.

Summary

About the searching image of ferrets (Putorius furo) during prey catching

In ferrets the average searching time for a specific type of prey is constant under standardized conditions. However, the searching time is significantly increased if another than the expected type of prey is offered. The behavior of ferrets thus corresponds to a searching image.

Literatur

Apfelbach, R. (1973): Olfactory sign stimulus for prey selection in polecats (*Putorius putorius* L.). Z. Tierpsychol. **33**, 270—273.

Croze, H. (1970): Searching Image in Carrion Crows — Hunting Strategy in a Predator and some Anti-Predator Devices in Camouflaged Prey. Beih. 5 z. Z. Tierpsychol.

Leyhausen, P. (1956): Verhaltensstudien an Katzen. Beiheft 2 zur Z. Tierpsychol.

Räber, H. (1944): Versuche zur Ermittlung des Beuteschemas an einem Hausmarder *(Martes foina)* und einem Iltis (*Putorius putorius* L.). Rev. Suisse de Zool. **51**, 293—332.

Wüstehube, C. (1960): Beiträge zur Kenntnis besonders des Spiel- und Beuteverhaltens einheimischer Musteliden. Z. Tierpsychol. **17**, 579—613.

Anschrift des Verfassers: Doz. Dr. Raimund Apfelbach, Biologie III, Lehrbereich Zoophysiologie, Universität Tübingen, D — 74 Tübingen, Morgenstelle 28

BEKANNTMACHUNG

Protokoll zur Mitgliederversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde e. V. am 9. September 1975 im Saal „Innsbruck" des Kongreßhauses von Innsbruck, Rennweg 3–5

Der 1. Vorsitzende, Herr FRICK, eröffnet die Versammlung um 17.40 Uhr.

1. Die Tagesordnung wird angenommen.
2. Herr KUHN verliest den Bericht über das abgelaufene Geschäftsjahr 1974:
   Im Berichtsjahr erschien der 39. Band der „Zeitschrift für Säugetierkunde" in 6 Heften mit zusammen 384 Seiten.
   Neu aufgenommen wurden seit der letzten Tagung 30 Mitglieder, ausgetreten sind 9, verstorben 5:
   Prof. Dr. W. G. HEPTNER, Moskau, Ehrenmitglied unserer Gesellschaft seit 1963.
   Prof. Dr. H. PETZSCH, Halle, Mitglied seit 1929.
   Prof. Dr. D. MÜLLER-USING, Göttingen, Mitglied seit 1928.
   Prof. Dr. G. H. M. GOTTSCHEWSKI, Bad Krotzingen, Mitglied seit 1961.
   M. SCHREIBER, Mitglied seit 1973.
   Vom 23. bis 27. September 1974 hielt die Gesellschaft auf Einladung der Kgl. Gesellschaft für Tierkunde von Antwerpen ihre 48. Hauptversammlung in Antwerpen ab. 80 Mitglieder und Gäste versammelten sich im Marmorsaal der Zoologischen Gesellschaft von Antwerpen zu den wissenschaftlichen Sitzungen, auf denen 30 Vorträge gehalten und 7 Filme gezeigt wurden. Eine Führung durch den zoologischen Garten von Antwerpen und eine leider verregnete Exkursion nach Planckendael ergänzten das Programm.
3. Herr GORGAS erläutert den Kassenbericht für das Geschäftsjahr 1974. Das Zinsaufkommen ist infolge Senkung des Diskontsatzes geringer als veranschlagt. 54 Mitgliederbeiträge stehen noch aus. Die Anschriften von 4 Mitgliedern sind nicht bekannt. Er bittet, Anschriftenänderungen stets unverzüglich der Geschäftsstelle mitzuteilen.
4. Herr VON LEHMANN verliest den Bericht der Kassenprüfer.
5. Der Antrag auf Entlastung des Schatzmeisters wird einstimmig, der Antrag auf Entlastung des Vorstandes bei 6 Enthaltungen angenommen.
6. Als Kassenprüfer für das Jahr 1975 werden wiederum die Herren ENGLÄNDER und VON LEHMANN, als ihr Stellvertreter wird Herr ROER gewählt.
7. Einstimmig wird der Antrag angenommen, den Beitrag 1976 wie 1975 festzusetzen: reguläre Mitglieder 50,— DM, Studenten 25,— DM, Ehefrauen von Mitgliedern 5,— DM. Dies ist möglich, weil der Verlag Parey trotz gestiegener Kosten an den Mitgliederpreisen der Zeitschrift für Säugetiere in der Höhe des Vorjahres festhält.
   Dem Vorschlag, zur Kostenersparnis die Zeitschrift ab 1976 jährlich in 3 Doppelstatt 6 Einzelheften erscheinen zu lassen, wird zugestimmt.[1]

[1] Da die erwartete Einsparung von Portokosten beim Versand von jährlich 3 Doppelheften nicht eintritt, wird die Zeitschrift — dank dem Entgegenkommen des Verlags Paul Parey — weiterhin in jährlich 6 Einzelheften erscheinen.

8. Bei 5 Enthaltungen wird der Vorschlag akzeptiert, die 50. Jahrestagung 1976 auf Einladung von Prof. HERRE in Kiel abzuhalten. Sie wird der ebenfalls in Kiel stattfindenden Tagung der Deutschen Ornithologen-Gesellschaft unmittelbar vorausgehen.
9. Der Mitgliederbeitrag in der IUCN wurde auf 500 Franken heraufgesetzt. Es wird diskutiert, ob die Gesellschaft austreten soll. Vorerst soll versucht werden, über einen verminderten Bezug der IUCN-Mitteilungen eine Beitragssenkung zu erreichen oder die Beitragserhöhung aus Mitgliederspenden zu bezahlen, zu denen hierbei aufgerufen wird.

Die Sitzung endet um 18.05 Uhr.

Prof. Dr. H. FRICK, 1. Vorsitzender

Prof. Dr. H.-J. KUHN, Geschäftsführer

Prof. Dr. J. NIETHAMMER, Schriftführer

SCHRIFTENSCHAU

BÖKÖNYI, S.: **History of Domestic Mammals in Central and Eastern Europe.** Budapest: Akadémiai Kiadó 1974. 597 S., 222 S. Tab., 150 Abb., 75,40 DM.

Die Erforschung vor- und frühgeschichtlicher Haustiere auf der Grundlage von bei Ausgrabungen freigelegten Knochenfunden hat in den vergangenen drei Dezennien einen beachtlichen Aufschwung genommen. Wesentlichen Anteil an dieser Entwicklung hat der Autor des vorliegenden Buches, der nach mehr als zwanzigjähriger eigener Forschungsarbeit ein Werk vorlegt, das die Beachtung aller an dieser Materie Interessierten verdient, aber auch derjenigen, die sich nur am Rande mit Haussäugetieren und deren zeitlicher und räumlicher Entwicklung beschäftigen. Es ist nach der aus der Feder von ZEUNER stammenden „Geschichte der Haustiere" und nach EPSTEINS „The Origin of the Domestic Animals of Africa" die dritte zusammenfassende Übersicht zu diesem Thema, wobei sich BÖKÖNYI insofern eine Beschränkung auferlegt, als er nur die Haustiere und deren Entwicklung in Ost- und Zentraleuropa berücksichtigt.

Das Buch gliedert sich in mehrere Abschnitte; am Anfang stehen allgemeine Erörterungen über die Haustierentwicklung speziell in Ungarn, dann in Zentral- und Osteuropa, schließlich solche, die sich mit dem Problem der unterschiedlichen Zusammensetzung der Haustierfaunen in den verschiedenen Siedlungsgebieten befassen. Den Hauptteil des Buches nimmt die Besprechung der einzelnen Haussäugetiere ein, wobei folgende Arten behandelt werden: Europäisches Rind, Wasserbüffel, Schaf, Ziege, Schwein, Kamel, Pferd, Esel, Katze, Hund und Kaninchen. Es folgt eine Zusammenstellung der auf ungarischem Boden freigelegten Haus- und Wildtierfaunen neolithischen bis mittelalterlichen Ursprungs. Angeführt werden nicht nur die absoluten Fundzahlen, sondern stets auch die jeweiligen Mindestindividuenzahlen. Besonders zu betonen ist, daß das Buch von BÖKÖNYI in übersichtlicher Form auf 125 Seiten Original-Meßdaten enthält, die jenen unentbehrlich sind, die sich selbst mit der Bearbeitung entsprechender Funde zu befassen haben. Das Buch wird durch ein umfangreiches Literaturverzeichnis beschlossen, das mehr als 900 Titel enthält. Im Text sind zahlreiche bildliche künstlerische Darstellungen eingestreut, die deutlich machen, daß die Haustierforschung nicht nur eine zoologische, sondern auch eine kulturgeschichtliche Seite hat.

Es hätte den graphischen Darstellungen metrischer Untersuchungsergebnisse zum Vorteil gereicht, wenn neuere variationsstatistische Verfahren berücksichtigt worden wären. Insgesamt gesehen handelt es sich bei dem vorliegenden Buch um eine sehr verdienstvolle Zusammenstellung, die uns die Haustierentwicklung besonders im ungarischen und osteuropäischen Raume eindringlich vor Augen führt. Es gehört in die Bibliotheken zoologisch-haustierkundliche Forschung betreibender Institute ebenso wie in solche, die prähistorisch-kulturgeschichtlich oder prähistorisch-ökonomisch orientiert sind. H. REICHSTEIN, Kiel

GEIST, V.; WALTHER, F. (eds.): **The behaviour of Ungulates and its relation to management.** 2 vols., IUCN Publications new series No. 24. Morges, Switzerland, 1974. Paperback, per set of two volumes $ 15.00.

In der Zeit vom 2. bis 5. November 1971 fand nach Einberufung durch V. GEIST und F. WALTHER an der University of Calgary, Alberta, Canada, ein Internationales Symposium oben benannter Thematik statt. Die insgesamt 56 Vorträge werden in den vorliegenden 2 Bänden nunmehr (fast 3 Jahre später) einem breiteren Interessentenkreis zugänglich gemacht. Das Anliegen der Konferenz und Publikation ist, wissenschaftliche Erkenntnisse und Theorien der Verhaltensforschung mit Vorstellungen und praktischen Zielen des Managements zu konfrontieren und in Einklang zu bringen. So finden sich denn auch in Band 1 vorwiegend Arbeiten zum Sozialverhalten verschiedener Ungulaten, sowohl zusammenfassende Übersichten taxonomischer Gruppen als auch neuere Studien zum Verhalten vorher unberücksichtigter Species. Band 2 befaßt sich demgegenüber mehr mit ökologischen und Management-Problemen. Wildpopulationen, Neudomestikationen, Haustiere und verwilderte Haustiere aus

der Gruppe der Ungulaten sind gleichermaßen Gegenstand der Abhandlungen unter vielseitigen Aspekten. Zahlreiche Tabellen, Diagramme, Abbildungen und Bewegungsskizzen unterstreichen die textlichen Ausführungen. Ein Index über die behandelten Arten mit Seitenhinweisen beschließt die Zusammenstellung.

Die vorzüglich ausgestatteten Bände sind jedem Säugetierfreund zu empfehlen. Sie geben auf viele Fragen Antwort, aber sie weisen gleichzeitig auf eine Fülle von Problemen hin, deren Klärung die Zukunft bringen mag. D. Kruska, Hannover

Ellenberger — Baum: **Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere.** Bearb. von Zietzschmann, Ackerknecht und Grau. Reprint der 18. Aufl., Berlin 1943. Berlin — Heidelberg — New York: Springer 1974. 1669 (davon 228 mehrfarbig) Abb., 1155 S., geb. 189,– DM.

Das vorliegende Handbuch blickt auf eine lange Geschichte zurück. Bereits im Jahre 1822 erschien es erstmalig und von Gurlt begründet. Die Bearbeiter weiterer Auflagen waren: 1.—4. Gurlt, 5. Leisering und Müller, 6. und 7. Leisering, Müller und Ellenberger, 8. Ellenberger, Müller und Baum, 9.—16. Ellenberger und Baum, 17. Baum und Grau. Die 18. und letzte Auflage erschien 1943 von Zietzschmann, Ackerknecht und Grau. Seit dieser Zeit ist das Wissen über die Anatomie der Haustiere derart angewachsen, daß weitere Neubearbeitungen in einem Band unmöglich wurden. Demzufolge haben in neuerer Zeit Nickel, Schummer und Seiferle das 5bändige Lehrbuch der Anatomie der Haustiere begründet. Die Forderungen nach einem zusammenfassenden 1bändigen Lehrbuch wurden aber insbesondere aus Studentenkreisen laut, so daß der Springer Verlag sich zu einem Neudruck der letzten Auflage entschloß. Sie enthält ein Vorwort von Grau, dem einzigen Überlebenden der letzten drei Autoren.

Das gesamte Werk ist in 8 Kapitel untergliedert: 1. Skelettsystem, 2. Muskelsystem, 3. Eingeweidesystem, 4. Kreislaufapparat, 5. Nervensystem, 6. Sinnesorgane, 7. Allgemeine Decke, 8. Anatomie der Hausvögel. In allen Kapiteln ist der Wissensgrundstock in Großdruck angelegt, Kleindruck schildert ergänzend Einzelheiten. Jedem Kapitel ist abschließend ein Schriftennachweis beigefügt, der natürlich nur Literatur bis zum Erscheinen der 18. Aufl. berücksichtigt. Qualität der Abbildungen und Druck sind einwandfrei. Allerdings bleibt fraglich, ob die Studenten durch den hohen Preis zum Erwerb ermuntert werden.

D. Kruska, Hannover

Bützler, W.: **Kampf- und Paarungsverhalten, soziale Rangordnung und Aktivitätsperiode beim Rothirsch (*Cervus elaphus* L.).** Heft 16 d. Schriftenreihe „Fortschritte d. Verhaltensforschung-Advances in Ethology" (Beihefte zur Z. f. Tierpsychologie). Berlin und Hamburg: Paul Parey 1974. 80 S., 39 Abb., 10 Tab. Kart. 26,– DM.

Die Mehrzahl der bisher vorliegenden Publikationen über einheimisches Rotwild befaßt sich vorrangig mit seiner Hege und Bejagung. Systematische Untersuchungen zu seinem Verhalten fehlen dagegen bisher weitgehend. Für das Verständnis der Art und seine biologische Einordnung, nicht zuletzt jedoch auch für die Planung und Durchführung notwendig gewordener menschlicher regulatorischer Eingriffe in die Bestände sind gründliche ethologische Kenntnisse Voraussetzung. Diese legt der Verfasser in seiner sorgfältig verfaßten Studie, untermauert mit einer reichen Grundlage von Daten, vor. Die Untersuchung fußt auf Freilandbeobachtungen an verschiedenen Populationen vorwiegend in der Bundesrepublik Deutschland, zum Teil in Großbritannien. Zur Vertiefung der Befunde wurden ergänzende Beobachtungen an Tieren in Gefangenschaft angestellt. Schwerpunkte der Arbeit sind, wie aus dem Titel ersichtlich, das Kampf- und Paarungsverhalten, soziale Rangordnung und Aktivitätsperiodik bei männlichen Rothirschen. Dabei ist es dem Verfasser gelungen, über die Darstellung der verschiedenen Elemente hinaus die Wechselwirkungen und die Dynamik dieser Verhaltensweisen klar herauszuarbeiten, und sie in ihren Beziehungen zu jahreszyklischen Veränderungen innerhalb der Art und in ihrer Umwelt aufzuzeigen. G. Heidemann, Kiel

BANFIELD, A. W. F.: **The Mammals of Canada.** Toronto and Buffalo. University of Toronto Press 1974. 438 S. $ 19,95.

Mit dem Erscheinen des vorliegenden Buches erfüllt sich ein lange geplantes Vorhaben des National Museum of Canada. Die farbigen Abbildungen waren bereits 1923 fertiggestellt. A. W. F. BANFIELD übernahm die Aufgabe 1961, konnte jedoch wegen einiger widriger Umstände erst 1973—74 ein revidiertes und modernes Manuskript abfassen. Aufzeichnungen früherer Bearbeiter waren ihm dabei von Nutzen, viele Informationen entspringen jedoch seinen eigenen Studien in allen Provinzen und Territorien von Kanada. Das Buch ist als Parallele zu GODFREY's Birds of Canada gedacht.

Zu folgenden Überschriften werden konsequent für jede Säugetierart Angaben gemacht: Beschreibung, Gewohnheiten, Biotop, Reproduktion, ökonomischer Status, Verbreitung, Verbreitung in Kanada, Unterarten, Literatur. Zusätzlich finden sich übersichtliche Verbreitungskarten von Kanada und teilweise sogar von ganz Nordamerika. Bei größeren Verbreitungsarealen einzelner Arten sind sogar die Vorkommen von Unterarten angegeben. Zeichnungen von Schädeln, Bezahnung und anderen körperlichen Merkmale sind ebenfalls zu finden. Eine zusammenfassende Tabelle über die Zahnformeln aller kanadischen Säuger, ein Glossar und ein Index der gebräuchlichen und wissenschaftlichen Namen beschließen das 438 Seiten starke Buch.

Trotz einigen Schwächen in der Qualität der Bebilderung kann dieses Buch empfohlen werden, da es erstmalig einen Gesamtüberblick über die rezente Säugetierfauna Kanadas gibt. Zudem erscheint der Preis erschwinglich.

D. KRUSKA, Hannover

NICKEL, R. †; SCHUMMER, A.; SEIFERLE, E.: **Lehrbuch der Anatomie der Haustiere.** Bd. IV: Nervensystem, Endokrine Drüsen, Sinnesorgane. Hamburg und Berlin: Paul Parey 1975. 442 S., 250 Abb., davon 95 mehrfarbig, im Text u. a. 10 Taf. Gzln. 158,– DM.

Nervensystem, endokrine Drüsen und Sinnesorgane können als Steuerungssysteme zusammengefaßt werden, da sie in gegenseitiger Abstimmung Lebensvorgänge und Lebensäußerungen des Organismus regulieren. Im Rahmen des 5bändigen Lehrbuches erscheint eine Darstellung dieser drei Systeme bei den klassischen Haustieren deshalb sinnvoll.

Weit über die Hälfte des vorliegenden Buches (316 S.) ist dem Nervensystem gewidmet, welches in 3 Kapiteln (Allgemeines, Zentralnervensystem, peripheres Nervensystem) abgehandelt wird. Unter den endokrinen Drüsen (20 S.) ist spezieller nur auf Hypophyse, Schilddrüse, Nebenschilddrüsen, Nebenniere, Paraganglien und Epiphyse eingegangen, da inkretorische Organe des Eingeweidesystems bereits im 2. Bd. dieses Lehrbuches behandelt sind. Die Beschreibung der Sinnesorgane schließlich nimmt die letzten 62 Seiten ein. Hier werden im speziellen Teil die Organe der Oberflächen- und Tiefensensibilität und Geschmacks-, Geruchs-, Seh- sowie Gleichgewichts- und Gehörorgan besprochen.

Unter Einbeziehung ontogenetischer wie auch phylogenetischer Gesichtspunkte werden allgemeine und artspezifische Ausbildung der Steuerungssysteme dargelegt. Über die Schilderung der topographischen und anatomischen Verhältnisse hinaus ist der alleinige Autor E. SEIFERLE bemüht, auch die funktionellen Zusammenhänge aufzuzeigen. Das Buch ist für den Studenten der Veterinärmedizin gedacht, kann aber auch Säugetierkundler inseressieren. Detaillierte, übersichtliche Abbildungen z. T. in mehreren Farben unterstützen den klaren Text. Einige orthographische Fehler (bes. im Literaturverzeichnis) und veraltete Vorstellungen (z. B. im Kapitel über Zentralnervensystem) sollten jedoch in neueren Auflagen unbedingt revidiert werden.

D. KRUSKA, Hannover

Biologie der Geburt

Eine Einführung in die vergleichende Geburtskunde. Von Dr. CORNELIS NAAKTGEBOREN, Amsterdam, und Prof. Dr. EVERHARD JOHANNES SLIJPER. 1970. 225 Seiten mit 275 Abbildungen und 14 Tabellen. Leinen 58,— DM

„Erstmals liegt ein Buch über *vergleichende* Geburtskunde vor, das von zwei sachkundigen Zoologen geschrieben wurde. Nicht allein der medizinische Aspekt steht deshalb im Vordergrund, sondern die Fülle der Erscheinungen innerhalb der ganzen Tierklasse. Die Methoden und Begriffe der vergleichenden Geburtskunde, die anatomischen Voraussetzungen, die Entwicklung und Lage der Frucht, Größenverhältnisse, Tragzeiten und Geburtsabläufe werden eingehend beschrieben. Besondere Bedeutung erlangt dabei die Regulierung der Geburt, die Physiologie des Neugeborenen und der Mutter unmittelbar nach der Geburt. Das umfangreiche anatomische, embryologische und endokrinologische Material und eine Fülle von Einzelbeobachtungen während der Geburten wird hier erstmals geordnet und verglichen. Ausgezeichnetes Bildmaterial illustriert den Text. Zoologen und Mediziner, aber auch Pharmakologen und Anthropologen werden gleichermaßen an diesem Buch interessiert sein." *Naturwissenschaftliche Rundschau*

„SLIJPER und sein Schüler und Nachfolger NAAKTGEBOREN sind die eigentlichen Begründer der modernen vergleichenden Geburtskunde, die alle Säugetiere und alle Vorgänge, die einleitend und nachfolgend zur Geburt gehören, erfaßt. Damit bedient sie sich der verschiedensten Wissenschaftszweige, wie Morphologie, Anatomie, Histologie, Physiologie, Neurophysiologie, Endokrinologie, Ethologie u. a. und vermittelt so ein abgerundetes Bild der äußerst verwickelt ineinandergreifenden en- und exogenen Geschehnisse. Da die moderne Technik mit Infrarotfernseh- und elektronischen Kontrollgeräten serienweise Beobachtungen und genaue Registrierung ungestörter Geburten ermöglicht, ist auch das unmittelbar erworbene Wissen stark angewachsen. Die auf diesen Grundlagen von den Verfassern aufgebaute Übersicht über die Geburtskunde ist somit auch voller neuer Erkenntnisse. Die neun Hauptkapitel behandeln in straffer Zusammenfassung, reich mit Bildern, Tabellen und Schrifttum versehen, folgende Themen: Ziele, Aufgaben, Geschichte, Verfahren und Begriffe der vergleichenden Geburtskunde, weibliche Fortpflanzungsorgane und Geburtsweg, Schwangerschaftsprodukt, Geburt des Tieres, Regulierung der Geburtsfunktion, Geburtslage der Frucht, Nabelschnur, Neugeborenes und nachgeburtliche Mutter. — Ein sehr begrüßenswertes, ausgezeichnetes Buch, das erstmals alle Teilgebiete der vergleichenden Geburtskunde gleichwertig darstellt." *Säugetierkundliche Mitteilungen*

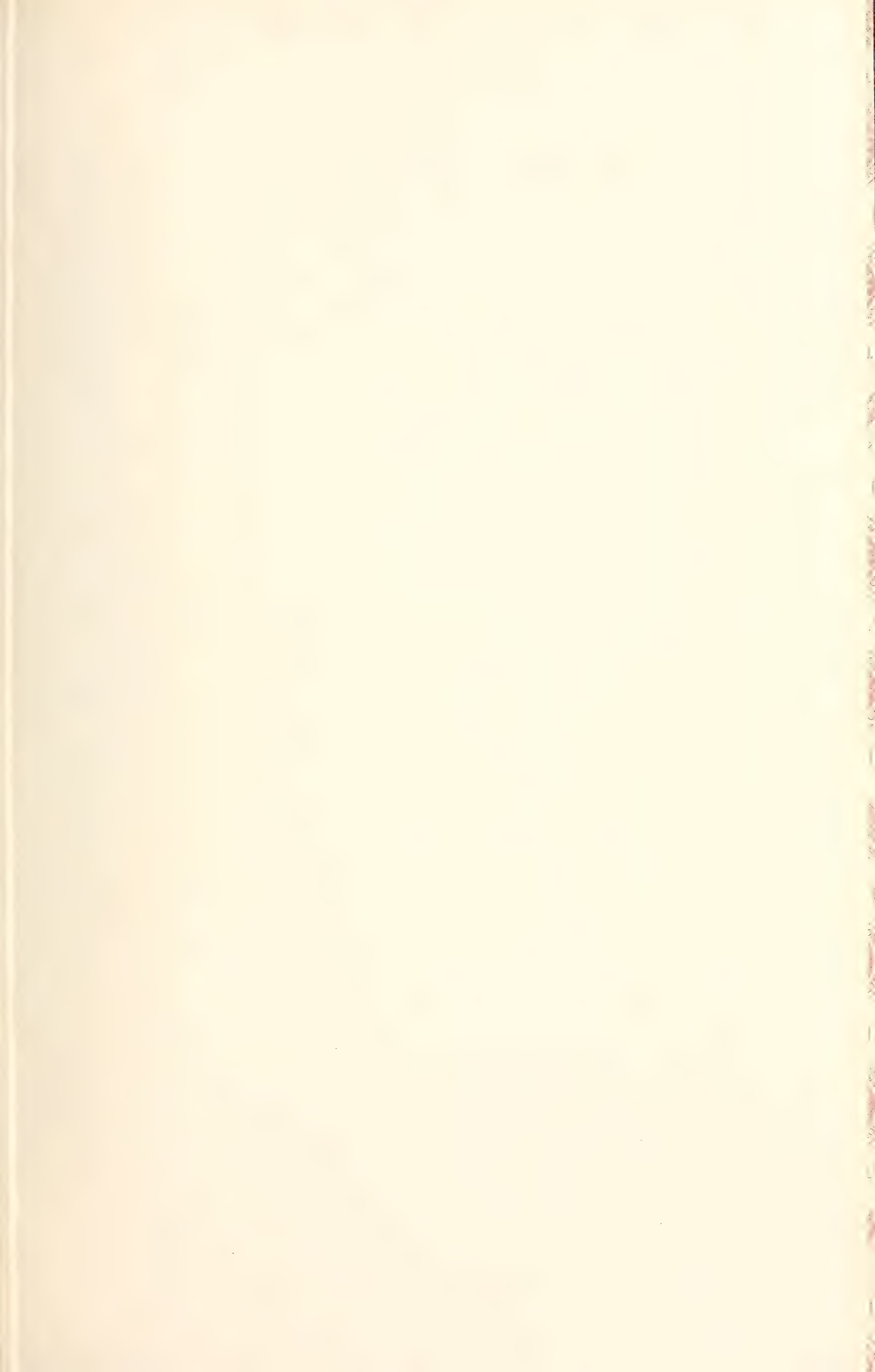
„Die Autoren des vorzüglichen Werkes haben in neun Kapiteln sehr viel Wissenswertes aus Schrifttum und Praxis auf dem Gebiet des Partusgeschehens zusammengetragen... Die Geburtskunde aus vergleichender Sicht bietet dem Leser viel Wissenswertes über die Geburt bei Säugern einschließlich des Menschen. Umfassende Kenntnis der zoologischen Literatur, eigene Beobachtungen und Experimente liegen der komprimierten, jedem Vorgebildeten verständlichen Darstellung zugrunde... Die Verfasser wenden sich mit dem Buch an alle Humanmediziner, Tierärzte, Zoologen und Anthropologen, die ihr Wissen durch Kenntnisse in der vergleichenden Geburtskunde auf eine breitere Basis stellen oder ein wertvolles Nachschlagewerk zur Hand haben wollen. Es kann jedem Kollegen, der mit Problemen um die Geburt des Säugers konfrontiert wird, empfohlen werden." *Österreichische Tierärztezeitung*

Der heutige Stand des Fetalisationsproblems

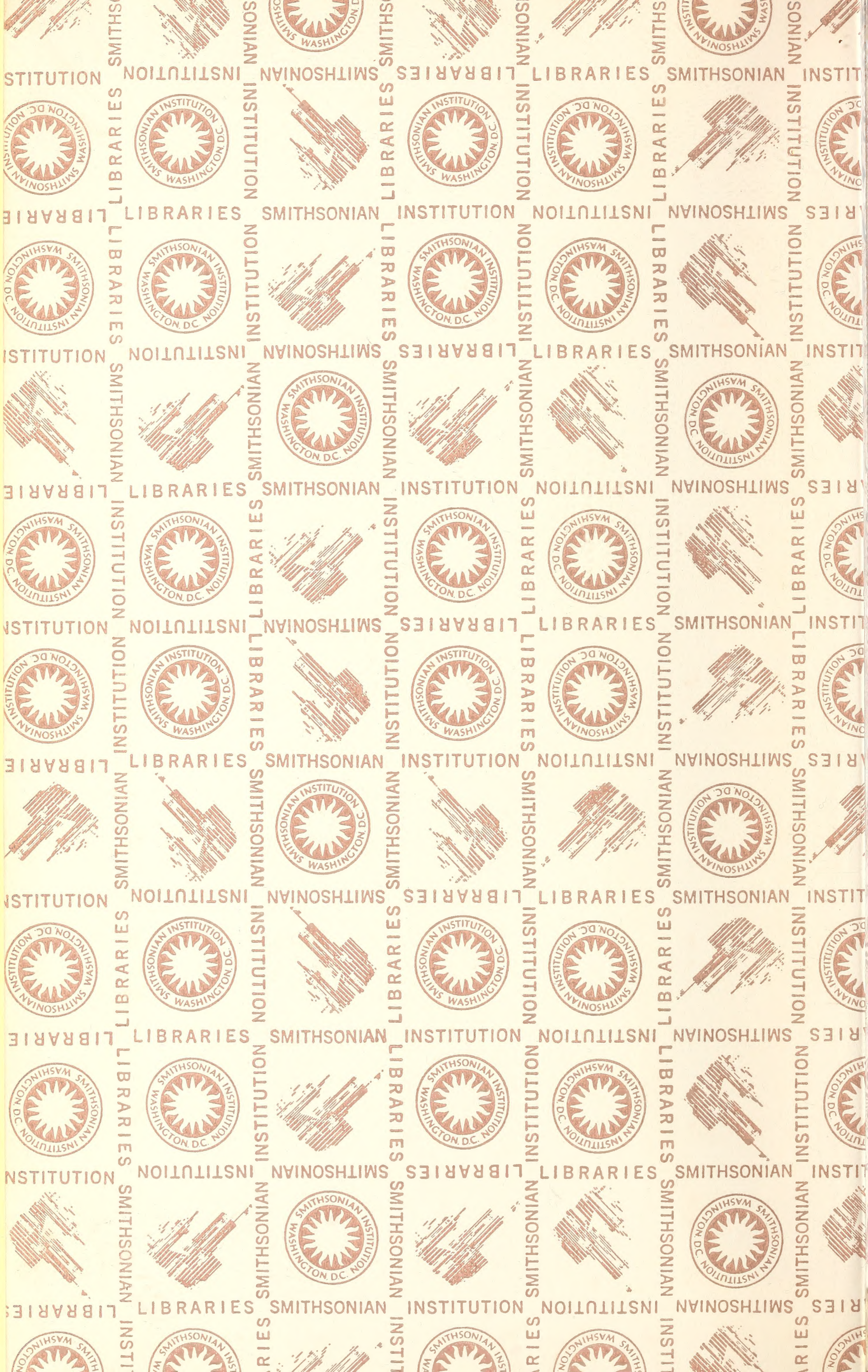
Von Prof. Dr. med. DIETRICH STARCK, Frankfurt/Main. Vorabdruck aus der „Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie". 1962. 27 Seiten, 10 Abbildungen. Kartoniert 5,80 DM

„Mit dieser Arbeit erschien eine für den Anthropologen wichtige kritische Überprüfung der Fetalisationshypothese. Bolk hatte bekanntlich in der Fetalisation eines der wesentlichsten Agenzien der Anthropogenese erblickt. Die Auswirkungen seiner Hypothese reichten und reichen in die verschiedenen Disziplinen der Natur- und Geisteswissenschaften hinein. In seiner Analyse weist der Autor nach, daß die Fetalisationshypothese bei dem heutigen Wissensstande nicht mehr haltbar erscheint. Es gibt keine Fetalisation ganzer Organismen, höchstens eine Fetalisation einzelner Merkmale. — Die prägnant geschriebene Studie bringt einen umfassenden und kritisch abwägenden Diskussionsbeitrag zu einem immer wieder von neuem anziehenden ontogenetisch-phylogenetischen Fragenkreis."
Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN








SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
BOUND BY HNM



SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 00953 0981